



Q6
1
R454
t. 62 N17
Tome 62

Fascicule 1 (Nos 1 à 5)

6346-13
Mars 1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

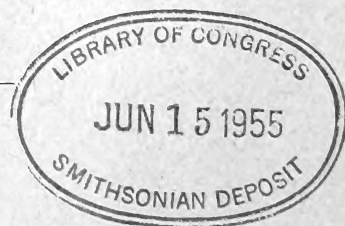
GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 62. En cours de publication.

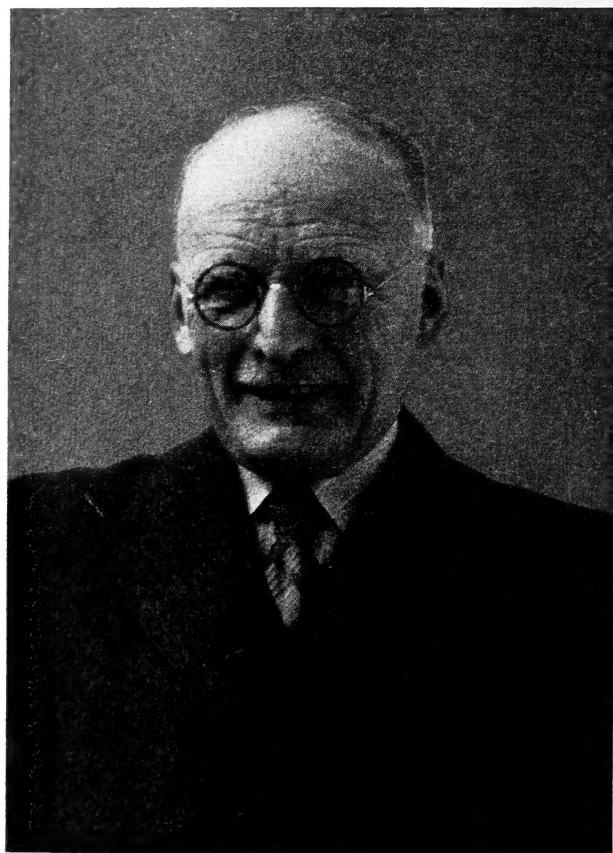
	Pages
PIERRE REVILLIOD, directeur honoraire du Muséum d'histoire naturelle de Genève et de la <i>Revue Suisse de Zoologie</i> , 1883-1954	1
N° 1. P. BLÜTHGEN, A. P. Fedtschenko's turkestanische Vespiden-Ausbeute (<i>Hym.</i> , <i>Vespoidea</i> , <i>Eumenidae</i>). (Mit 8 Textabbildungen.)	7
N° 2. ESTHER SAGER, Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad. (Mit 6 Tabellen und 66 Textabbildungen.)	25
N° 3. ARTHUR LOVERIDGE, On Amphibia Salientia from the Ivory Coast collected by Dr. V. Aellen (With 2 figures in the text.)	129
N° 4. EKKEHARD VON TÖRNE, Neue Collembolen aus Österreich, (Mit 3 Textabbildungen.)	151
N° 5. ROBERT MATTHEY, Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridæ. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinæ. (Avec 114 figures dans le texte.)	163

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



PIERRE REVILLIOD
1883-1954

PIERRE REVILLIOD

*Directeur honoraire du Muséum d'histoire naturelle de Genève
et de la Revue suisse de Zoologie*

1883-1954

Pierre F. Revilliod est né à Genève le 1^{er} décembre 1883. Il fit toutes ses études dans sa ville natale et fut à l'Université l'élève de E. Jung. Il publia sa thèse en 1907. Après un séjour en Allemagne, en particulier à Berlin, où il travailla dans le laboratoire de O. Hertwig, et à Hélioland, il fut successivement assistant au Musée d'histoire naturelle de Bâle, pendant dix ans, puis à l'Institut de zoologie de l'Université de Genève, un an, puis au Muséum d'histoire naturelle de Genève dirigé alors par Maurice Bedot. Il succède à M. Bedot le 1^{er} octobre 1927. Dès cette date il assume avec succès la rédaction de la *Revue suisse de Zoologie* fondée par son prédécesseur.

Si le Muséum de Genève doit à la généreuse initiative de M. Bedot la création et la mise en train de notre revue, c'est à P. Revilliod que la zoologie suisse doit son maintien dans les circonstances difficiles et sa situation actuelle remarquable comparée à d'autres publications similaires. Par sa prudence dans la gestion, par son amabilité, par son souci constant de rendre service, Revilliod a fait de notre revue un instrument indispensable à l'ensemble des instituts suisses de zoologie. C'est en reconnaissance de ces précieux services que la Société suisse de zoologie lui conférait, en 1953, le titre de membre d'honneur.

P. Revilliod abandonna ses fonctions et devint directeur honoraire du Muséum d'histoire naturelle de Genève en décembre 1953. Il s'éteignit doucement dans la nuit du 11 au 12 septembre 1954.

L'œuvre scientifique de P. Revilliod date principalement de son séjour à Bâle. Sous l'impulsion de H. G. Stehlin, qui fut son

maître en paléontologie, il entreprit ses plus importantes recherches sur les chauves-souris fossiles dont il eut la réputation d'être le seul spécialiste. Il étudia conjointement l'ostéologie et collabora au catalogue des matériaux ostéologiques récents et à la création de la collection d'ossements d'oiseaux du musée de Bâle. Il créa de toutes pièces une collection analogue au musée de Genève. Ce sont là des instruments précieux de détermination, d'une valeur pratique considérable.

Directeur du Muséum de Genève, il se consacra avec une patience et une ténacité étonnante à la modernisation des collections, en dépit des difficultés pratiques auxquelles il se heurta presque sans répit.

Son expérience de rédacteur rendit fructueuse sa collaboration aux *Mémoires suisses de paléontologie*. Il était un des membres actifs de la commission de ces mémoires, publiés par la Société paléontologique suisse dont il était membre fondateur.

P. Revilliod fut aussi un naturaliste enthousiaste et passait volontiers sur le terrain ses heures de loisir. C'est à ce titre qu'il collaborait à l'étude scientifique du Parc national suisse. Il était chargé de l'étude des petits mammifères.

Il consacra beaucoup de temps à des activités parascientifiques et culturelles. En particulier dans le domaine de la protection de la nature et des sites. Il fonda à Genève l'Association pour la création et l'entretien des réserves naturelles qu'il présida presque sans interruption depuis sa fondation. Il était le délégué genevois à la Commission consultative de la Ligue suisse pour la protection de la nature.

Par cette action et par les encouragements et appuis qu'il donnait à une foule de jeunes naturalistes, il a exercé une influence bienfaisante dans notre pays qui souffre si gravement de l'industrialisation.

Patriote discret et sincère, il est l'auteur d'un opuscule fort intéressant et trop peu connu: *Physiciens et naturalistes genevois* qui est un remarquable condensé de l'histoire des sciences à Genève.

Il était membre du Sénat de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Parmi les sociétés scientifiques dont il fit partie, on relève, avec la Société suisse de géologie (dès 1907), la Société paléontologique suisse (dès sa fondation en 1921), la Société suisse d'anthro-

pologie et d'ethnologie, la Naturforschende Gesellschaft in Basel (dès 1910), la Société vaudoise des sciences naturelles et la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève. Il était, depuis 1916, membre correspondant de la Zoological Society de Londres.

TRAVAUX SCIENTIFIQUES DE P. REVILLIOD

1907. *L'influence du régime alimentaire sur la forme des villosités intestinales*. Proc. Seventh Intern. Zool. Congress. Boston Meeting. 4 pp. Cambridge, Mass. 1909.
1908. *Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif* (thèse, Genève 1908). Rev. suisse Zool. 16: 241-319.
1910. *L'Okapi*. Verh. Schw. Naturf. Ges. 1.
1911. *Ueber einige Säugetiere von Celebes*. Zool. Anz. 37: 513-517.
1913. *Katalog der osteologischen Sammlung des naturhistorischen Museums in Basel*. Verh. Naturf. Ges. Basel. 24: 184-227.
- 1914 *Les mammifères de la Nouvelle Calédonie et des Iles Loyalty*, in Fr. Sarasin et J. Roux, Nova Caledonia Zoologie, vol. I, 4: 341-365.
1915. *Note préliminaire sur l'ostéologie des Chiroptères fossiles des terrains tertiaires*. Actes Soc. helv. Sc. nat. 2: 223-225.
1916. *A propos de l'adaptation au vol chez les Microchiroptères*. Verh. Naturf. Ges. in Basel, 27: 156-183.
1917. *Fledermäuse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt*. Abh. gross. hessisch. Geol. Landesanstalt zu Darmstadt. 7: 161-196.
1917. *Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires*. 1^{re} partie. Mém. soc. paléont. suisse, 43: 2-59.
1919. *L'état actuel de nos connaissances sur les Chiroptères fossiles*. (Note préliminaire.) C. R. Soc. phys. Genève, 36: 93-96.
1920. *Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires*. 2^e partie. Mém. Soc., paléont. suisse, 44: 62-129.
1920. *L'origine et le développement des Chiroptères fossiles*. Act. Soc. helv. Sc. nat., Neuchâtel 1920: 206-207.
1922. *Note préliminaire sur un Mastodon de Bolivie*. Act. Soc. helv. Sc. nat. Berne 1922: 226-227.
1922. *Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires*. 3^e partie et fin. Mém. Soc. paléont. suisse, 45: 133-196.
1924. *Note préliminaire sur le Canis morenoi Lydekker*. C. R. Soc. phys. Genève, 41: 11-12.
1924. *Les grands chiens quaternaires de l'Amérique du Sud; note préliminaire*. Act. Soc. helv. Sc. nat. Lucerne 1924: 170-171.
1926. *Etude critique sur les genres de Canidés quaternaires sud-américains et description d'un crâne de Palaeocyon*. Mém. Soc. paléont. suisse, 46: 1-14.

1926. *Habitation gauloise de l'Oppidum de Genève: Les animaux domestiques*. Genava, 4: 111-118.
1926. *Sur les animaux domestiques de la station de l'époque de la Tène de Genève et sur le bœuf brachycéphale de l'époque romaine*. Arch. Sc. phys. et nat. 5^e pér., 8: 65-74.
1927. (En collaboration avec L. Reverdin): *Les ossements d'animaux de la station lacustre des Eaux-Vives (Genève)*. Act. Soc. helv. Sc. nat. Bâle 1927, 2: 240.
1928. *A propos de la dentition d'Archaeonycteris*. Verh. Schw. Naturf. Ges. Lausanne 1928, 2: 222-223.
1931. *Sur un Mastodon de Bolivie*. Mém. Soc. paléont. suisse, 51: 1-21.
1934. *La faune de l'abri sous roche « ils Cuvels » près de Zerneux*. Act. Soc. helv. Sc. nat. Zurich 1934: 340-341.
1934. *La faune de l'abri sous roche « ils Cuvels » près de Zerneux*. Eclogae geol. helvet. 27: 440-442.
1942. *Physiciens et naturalistes genevois*. Kündig édit. Genève 1942, 55 pp.
1943. *A propos de nos Merles à plastron*. Nos Oiseaux, 14: 297-306.
1949. *Un Pétrel tempête à Genève*. Nos Oiseaux, 20: 12-14.
1953. *Préparation de spécimens et installation des collections*. Muséum, 6: 160-163.
-

A. P. Fedtschenko's turkestanische
Vespiden-Ausbeute
(*Hym.*, *Vespoidea*, *Eumenidae*)

von

Paul BLÜTHGEN

Naumburg (Saale).

Mit 8 Textabbildungen.

Die von A. P. FEDTSCHENKO von seiner Forschungsreise nach Turkestan (1869-1871) mitgebrachten Faltenwespen sind, soviel ich feststellen konnte, noch nicht zusammenhängend bearbeitet worden. Aus dem Museum d'Hist. Naturelle de Genève liegt mir eine grössere Anzahl Eumeniden vor, die von FEDTSCHENKO gesammelt worden sind. Ihre Determination hat nur zu einem kleinen Teil und erst in neuerer Zeit stattgefunden (vgl. unten). Alles befindet sich bei der in dem vorgenannten Museum stehenden SAUSSURE'schen Sammlung, und ein Teil der Exemplare ist auch mit „Cⁿ DE SAUSSURE“ bezettelt. Der Hergang dürfte so gewesen sein: FEDTSCHENKO hat die von ihm gesammelten Vespiden an H. DE SAUSSURE, den damals bekanntesten Spezialisten für diese Familie, zur Bearbeitung geschickt. Dieser ist aus irgendwelchen Gründen nicht dazu gekommen, diese zu besorgen; das Material ist bei ihm stehen geblieben, nach seinem Tode (20. 2. 1905) als zu seiner Sammlung gehörig betrachtet und mit dieser dem Genfer Museum übergeben worden. Was mir davon vorliegt, ist im Vergleich zu dem, was FEDTSCHENKO an Apiden der Wissenschaft zugeführt hat, auffällig wenig. Ich vermute, dass in Genf noch Bestände an Vespinen, *Eumenes*-Arten und Masariden vorhanden

sind, habe mich aber noch nicht darum kümmern können und diese Frage zunächst zurückgestellt.

Die mir vorliegende Aufsammlung von 33 Exemplaren (wozu noch 4 in coll. v. SCHULTHESS kommen), besteht aus folgenden Arten:

1. *Ancistrocerus ferghanicus* n. sp.

Karakasuk (Ferghana): 1 ♀ 10.7.1871.

Beschreibung unten p. 12.

2. *Pseudepipona* (*Pseudepipona*) *variegata* (HERRICH-SCHAEFFER, 1839) (*Herrichii* Sauss., 1856) var. *derufata* Blüthg., 1951.

Schachimardan (Ferghana, 4500'): 1 ♀ 7.7.1871.

Wegen des gültigen Speciesnamens vgl. Nachr.bl. Bayer. Entomol. **1**, 1952, p. 29; die Beschreibung dieser Färbungsabänderung ist in Mitt. Münchn. Ent. Ges., **41**, 1951, p. 184/186 enthalten.

Dieses Stück habe ich als Paratypus bezeichnet.

Ausser ihm steckt in der Aufsammlung ein 2. Exemplar dieser Varietät von Syra (Kykladen); ein kleiner Zettel in Druckschrift „Russie“ verlegt den Fundort irrtümlich in die Heimat des überwiegen- den Teils der Aufsammlung. (Auch dieses ♀ ist Paratypus.)

3. *Hoplomerus* (*Hoplomerus*) *tristis* Blüthg., 1939.

Jagnob: 1 ♀ 22.6.1870 (Holotypus).

Beschreibung in Veröff. dtsh. Kolon. & Übersee-Mus. Bremen, **2**, 1939, p. 261, n. 60. Mit „Jagnob“ ist wohl der zwischen der Hissar- und der Sarafschankette fließende Fluss dieses Namens und nicht der an diesem liegende gleichnamige Ort gemeint, denn nach FEDTSCHENKO's „Reise in Turkestan“, Mellifera, p. 56 bei n. 78, p. 144 bei n. 223, p. 5 n. 9, befand sich die Expedition am 22.6.1870 westlich davon im Gebirge beim Dorf Ansob (7000'-11000').

Die Auffassung von G. KOSTYLEV 1940 (Bull. Soc. Natur. Moscou, S. Biol., **49** (5-6), p. 38, *tristis* könne ebenso wie sein *Hopl. atropilosus*, 1940, als geographische Unterart von *Hopl. spinipes* (Linnaeus, 1758) betrachtet werden, kann ich, was *tristis* belangt, nicht teilen.

4. *Hoplomerus* (*Hoplomerus*) *melanocephalus tadschicus* Blüthg., 1941.

Taschkent: 1 ♀ 8.4.70; Tschardara (Syr-Darja): 1 ♀ 25.4.71; Sarafschan-Tal (ohne genauere Bezeichnung, aber nach FEDTSCHENKO, l. c., p. 71 bei n. 105 und p. 90 bei n. 131,

zwischen Katty-Kurgan und Dscham): 2 ♀♀ 10. und 11.5.1869.

Alle 4 Stücke sind Paratypen.

Beschreibung in Arch. Naturgesch., B. [n. F.] **10**, p. 340, n. 10.

5. *Hoplomerus (Spinicoxa) calcaratus* (F. Mor., 1885, ♀ ♂) (*rufo-spinosus* F. Mor., 1895, ♂).

Obburden (Sarafschan-Tal): 1 ♀ 19.5.1869; Paldorak (Sarafschan-Tal): 1 ♂ 24.5.1869.

Wegen der Synonymie vgl. G. KOSTYLEV 1940 (oben bei Nr. 3 zitiert) p. 42.

6. *Hoplomerus (Allogymnomerus) nigrosinuatus* (Kostylev, 1940, ♂ ♀).

Samarkand: 1 ♂ 19.4.1871.

Beschreibung l. c., p. 39, n. 39.

7. *Hoplomerus (Paragymnomerus) spiricornis turanicus* (Kostylev, 1940, ♀ ♂).

Sarafschan-Tal (ohne genauere Angabe): 1 ♀ 3.6.1869 (nach FEDTSCHENKO, l. c., p. 54 bei n. 75, zwischen Jori und Pjandschikent); 1 ♂ 31.5.1869 (nach FEDTSCHENKO, l. c., p. 39 bei n. 55 und p. 250 bei n. 378, zwischen Daschy-kasy und Jori, 3800').

Beschreibung l. c., p. 39, n. 40.

8. *Hoplomerus (Paragymnomerus) excelsus* (Kostylev, 1935, ♀).

Kisil-kum (nach FEDTSCHENKO, p. 64 bei n. 91 beim Berg Karak nahe Bairakum): 1 ♀ 1 ♂ 15.5.1871.

Beschreibung des ♀ in Arch. Mus. Zool. Univ. Moscou, **1**, 1934 (1935), p. 122. Das ♂ war bisher nicht bekannt, ich beschreibe es unten p. 14.

9. *Hoplomerus* (Subgenus ?) *signaticollis* F. Mor., 1883, ♀ (*Semenowi* F. Mor. 1895, ♂).

Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent: 1 ♀ 20.5.1871.

Die spezifische Zusammengehörigkeit von *signaticollis* und *Semenowi* ist von A. BIALYNICKI-BIRULA 1926 (Bull. Ac. Sci. URSS, p. 896 ff.) mitgeteilt worden. Danach betrifft *signaticollis* reich gelb gezeichnete Stücke aus Transkaspien und *Semenowi* spärlicher gezeichnete Stücke aus dem Sarafschan-Tal und aus den Steppen Golodnaja und Kisil-kum. Die Färbungsveränderlichkeit scheint aber auch innerhalb einer und derselben Population vorzukommen,

denn 1 ♀ 1 ♂ von Golodnaja-Steppe (♀ 24.5.03, ♂ 25.5.03, JAKOBSON leg.) aus dem Museum in Leningrad, die ich untersuchen konnte, gehören zur Färbung *signaticollis*, während A. BIALYNICKI BIRULA von da (13.—14.5.03, JAKOBSON leg.) nur die Färbung *Semenowi* nennt. Das ♀ „coll. SAUSSURE“ gehört zu *Semenowi*.

10. *Paravespa gr. grandis* (F. Mor., 1885, ♂) (*aestimanda* [F. Mor., 1888, ♀]).

Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent: 1 ♂ 20.5.1871.

Wegen der Synonymie vgl. G. KOSTYLEV 1940, l. c., p. 42, n. 5.

11. *Paravespa rex* (Schulth., 1923, ♀ ♂).

Beschreibung in Konowia, 2, p. 285/6.

In der Genfer Sammlung stecken noch 8 ♀♀ 1 ♂, in der v. SCHULTHESS'schen 2 ♀♀ 2 ♂♂, zusammen 10 ♀♀ 3 ♂♂. Ausserdem müssten (bei Zugrundelegung der in der Beschreibung genannten Individuenzahl) noch 2 ♀♀ der Normalfärbung und 1 ♂ var. *clarior* vorhanden sein, deren Verbleib nicht zu ermitteln war. Die 10 ♀♀ 3 ♂♂ setzen sich so zusammen:

Typische Färbung: Kisil-kum: 1 ♀ (undatiert) coll. v. SCH.;

Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent: 1 ♀ 1 ♂ (undatiert) coll. v. SCH.;

1 ♀ 1 ♂ (20.5.1871) Mus. Genf; ohne

Fundort (Zettel abhanden gekommen): 1 ♂ coll. v. SCH.

var. *obscurior* (Schulth.) ♀: Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent: 1 ♀ 20.5.1871 (Typus), Mus. Genf.

var. *clarior* (Schulth.) ♀ ♂: Kisil-kum (vgl. oben bei n. 8):

1 ♀ 15.5.1871; Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent:

1 ♀ 20.5.1871. Beide in Mus. Genf. (Das ♂ fehlt in beiden

Sammlungen.)

var. *rufina* n. var. ♀: Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent:

2 ♀♀ 20.5.1871 (Typus und Paratypus); Kisil-kum

(vgl. oben bei n. 8): 1 ♀ 15.5.1871 (Paratypus). Alle

3 Mus. Genf.

Mesonotum ausgedehnt rot pigmentiert und Orbitalbinde

auch den oberen Augenlappen säumend (beides wie bei

var. *clarior*, aber Tergite nicht gelb gezeichnet). Die

Grundfarbe von Scheitel und Hinterkopf variiert zwischen

rot und schwärzlich rot-braun, die Farbe der Zeichnung

des Kopfes zwischen licht goldgelb und orangegelb, die

des Hinterschildchens zwischen rot und schwarz,

var. *submimetica* n. var. ♀: Kisil-kum (vgl. oben bei n. 8):
1 ♀ 15.5.1871 (Typus), Mus. Genf.

Zeichnung einheitlich indischrot (wie bei *Paravespa mimetica* [SCHULTH. 1923]), alles übrige wie bei *rex*.

Im übrigen nehme ich auf eine an anderer Stelle erscheinende Studie über die Gattung *Paravespa* RAD. Bezug.

12. *Pterocheilus b. bembeciformis* (F. Mor., 1867, ♀♂).

Schachimardan (Ferghana, 4500'): 2 ♀♀ 7.7.1871; Steppe zwischen Syr-Darja und Taschkent: 1 ♂ 14.5.1871.

Ausserdem 1 ♂ von Astrachan, das einen Zettel in SAUSSURE's Handschrift „*Odynerus Octavi* ♂ Sss.“ trägt (Dedikationsname für RADOSZKOVSKI, dessen Vorname Octavius war).

13. *Pterocheilus Fausti* F. Mor., 1873, ♀♂.

Kisil-kum (Berg Karak, vgl. oben bei n. 8): 2 ♀♀ 15.5.1871 (stark durch *Anthrenus*-Frass beschädigt).

14. *Pterocheilus pompiliiformis* n. sp. ♀.

Keless (bei Taschkent): 1 ♀ 25.4.1871; ohne Fundort, aber nach dem Fangdatum und FEDTSCHENKO, l. c., p. 63 bei n. 89, aus der Steppe zwischen Keless und Taschkent: 1 ♀ 23.4.71.

Beschreibung unten p. 18.

15. *Pterocheilus luteocinctus* n. sp. ♀.

Sangy-Djuman (Gebirgspass im Sarafschan-Tal, 3000'-7000');
1 ♀ 25.5.1871.

Beschreibung unter p. 21.

Aus der FEDTSCHENKO-Ausbeute stammen, wie die Übereinstimmung in der Art der verwendeten Nadeln und der Fangtagdatierung¹ beweisen, auch folgende 2 Stücke, die irgendwie in die v. RADOSKOVSKI'sche Sammlung gelangt waren und von diesem Ed. ANDRÉ für die „Species des Hyménoptères d'Europe“ (Beaune, 1883/1886) zur Verfügung gestellt worden sind, nämlich:

¹ In der gesamten FEDTSCHENKO-Sammlung ist der Monat durch ein kleines quadratisches Papierstück in verschiedenen Farben (violett = März, grün = April, rosa-lila = Mai, hellblau = Juni, gelb = Juli, dunkelblau = August), der Tag durch eine auf diese Zettel gedruckte Zahl und das Jahr durch das Vorhandensein oder Fehlen eines roten Querstrichs bezeichnet.

16. *Leptochilus sarticus* Blüthg., 1939, ♀.

Es handelt sich um die von Ed. ANDRÉ 1884, p. 726, irrtümlich als „*Odynerus membranaceus* F. Mor.“ (1867) bezeichnete Art, die ich 1939 (Veröff. dtsch. Kolon. & Übersee-Mus., 2, p. 237, n. 5) *sarticus* benannt habe. Der in coll. v. RADOSZKOVSKI (Physiogr. Mus. in Krakau) steckende Typus trägt das Fangdatum 6.5.1871

und ausser einem von RADOSZKOVSKI stammenden Zettel

 die Herkunftsbezeichnung Karak¹ in russischer Schrift.

17. *Leptochilus Radoschowskii* Ed. André, 1884, ♀.

Der Holotypus, dem leider der Kopf fehlt, befindet sich im Zool. Museum in Berlin. Er ist am 9.5.1871 gesammelt; der vom Autor genannte Fundort Taschkent ist (ebenso wie bei *sarticus*) nicht durch einen FEDTSCHENKO'schen Originalzettel (schmal streifenförmig, wenig breiter als die in russischen Schriftzeichen gedruckte Ortsangabe) sondern durch einen der in coll. v. RADOSZKOVSKI üblichen quadratischen Zettel mit dem Aufdruck

² belegt.

Die von mir verwandte Originalschreibung des Artnamens ist durch Art. 19 JRZN geschützt, da weder ein Schreib- noch ein Druckfehler vorliegt, denn der Autor schreibt auch an anderen Stellen (p. 572, p. 599) den Namen des Paten dieser Art nicht richtig.

BESCHREIBUNGEN.

1. *Ancistrocerus ferghanicus* n. sp. ♀.

Färbung: Schwarz, mit spärlicher Zeichnung: am Kopf nur kleine blassgelbe Schläfenflecke; Thorax (abgesehen von einem bräunlichen Fleck mitten auf den Flügeldecken) total schwarz; Tergite 1 und 2 und Sternit 2 mit elfenbeinweisser Binde, auf den Tergiten etwa 1/5 der Länge einnehmend und auf 1 nach den Seiten verschmälert, auf 2 seitlich etwas breiter und beiderseits der Mitte ganz wenig geschweift, auf Sternit 2 schmaler und beiderseits flach gebuchtet; Beine schwarz, die kleinen Tarsenglieder dunkelbraun, Krallenglied rötlich-

¹ Hiernach stammt der Typus nicht aus der Umgebung von Taschkent, sondern vom Berge Karak in der Kasil-kum-Steppe (siehe FEDTSCHENKO, l. c., p. 21, n. 30).

² Am. 9.5.1871 hat FEDTSCHENKO nach p. 111 bei n. 166 und p. 116 bei n. 175 in der Kasil-kum-Steppe bei Korshun gesammelt, und ich vermute, dass das der wirkliche Fundort ist.

braun; Fühler total schwarz; Flügel kräftig gebräunt, Adern und Mal dunkelbraun. *Behaarung*: schwarz, auf Kopf und Thorax lang, auf Tergit 1 und 2 und Sternit 2 etwas kürzer, auf 3 ff. kürzer, aber (von oben gesehen) seitlich noch ziemlich lang; Beinbehaarung ebenfalls schwarz. *Körperform*: Kopf ganz wenig schmaler als der Thorax, Schläfen schwach geschwollen, Gesicht merklich kürzer als breit (50:54), nach unten wenig verschmälert, Kopfschild 25:29, der Ausschnitt viel schmaler als der Abstand der Fühlergruben (10:15), rundlich stumpfwinklig; Scheitel ohne Grube. Thorax etwa wie bei *oviventris* Wesm. geformt; Pronotumecken abgestumpft stumpfwinklig; Hinterschildchen abgerundet in die vertikale Rückwand übergehend, der schmale horizontale Teil, schräg von vorn gesehen, leicht konkav erscheinend; Rückwand des Mittelsegments mit sehr schwach entwickelter, linearer, seitlich verschwindender Querleiste, Schrägleisten der Seitenwände stumpfkantig, ihr Ende im Profil als kurzer, rundlicher Vorsprung sichtbar. Tergite am Ende (auch seitlich) nicht eingedrückt und nicht aufgebogen, Scheibe von 1 (von oben) etwas mehr als doppelt so breit wie mitten lang (98:48), vorn flach konvex begrenzt, die Quernaht seitlich verschwindend, 2 wenig breiter als 1; Sternit 2¹ im Profil vorn in weiter Ausdehnung mit kräftiger (stärker als bei *parietinus* [Linnaeus]), dahinter mit flacher Biegung, seine Basalrippen kräftig, dicht, die mittleren ziemlich lang. *Skulptur*: Ohne Lupe erscheinen Kopf und Thorax glanzlos, die ersten beiden Tergite schwach glänzend, die folgenden seidig matt; Stirn auf der oberen Hälfte ziemlich kräftig sehr dicht (Zwischenräume kleiner bis viel kleiner als die Punkte), unten und in den Augenbuchten viel schwächer und noch gedrängter punktiert, die Zwischenräume chagriniert; Punktierung des Kopfschildes etwa so stark wie die der oberen Stirn, die Zwischenräume oben kleiner bis grösser als die Punkte, punktuliert, mässig glänzend, auf dem unteren Drittel weitläufiger punktiert, spärlicher punktuliert und stärker glänzend. Punktierung der Thoraxoberseite etwa so stark wie bei *trifasciatus* (Müll.), die Zwischenräume auf Pro- und Mesonotum überwiegend kleiner als die Punkte, zu Längslinien zusammenfliessend, auf dem Schildchen stellenweise bis punktgross, chagriniert und (unter der Lupe) schwach glänzend; Mesopleuren auf dem oberen Abschnitt und auf der oberen Hälfte des unteren sehr dicht, im übrigen etwas weitläufiger kräftig runzlig punktiert, dazwischen mit dichten, feinen Schrägrunzeln; Rückseite des Hinterschildchens sehr fein chagriniert, glanzlos, oben ziemlich kräftig punktiert; Seitenfelder des Mittelsegments glanzlos, runzlig punktiert, seine Rückwand glanzlos, chagriniert und sehr dicht und sehr fein schräg quergestreift, Seitenwände des Mittelsegments glanzlos, chagriniert, dicht ziemlich kräftig erhaben quergestreift. Tergite mit mikroskopischem Punktchagrin, Punktierung von 1 etwas stärker als bei *trifasciatus* und viel dichter, von 2 an der Basis etwas stärker als auf 1, im übrigen schwächer, flach und ziemlich zerstreut (Zwischenräume kleiner bis dreimal grösser als die Punkte), ganz seitlich etwas dichter, auf 3 wie auf der Endpartie von 2, aber dichter, auf 4 noch

dichter; Sternit 2 grob und ungleichmässig zerstreut punktiert, die Zwischenräume kleiner bis dreimal so gross wie die Punkte (durchschnittlich viel grösser als diese), auf der Mitte der Endhälfte der Scheibe und distal stark glänzend, kaum etwas punktuert, seitlich und an der Basis dagegen schwächer und dicht punktiert, chagriniert und glanzlos, 3 ff. chagriniert, seidig matt, stärker als die entsprechenden Tergite, aber flach punktiert. Grösse: 11 mm (total).

Holotypus: 1 ♀ von Karakasuk (Ferghana, 12000'; 10.7.71, FEDTSCHENKO leg.) in der SAUSSURE'schen Sammlung im Muséum d'Hist. Naturelle de Genève.

Die von G. KOSTYLEV 1940, l. c., p. 24/25 beschriebenen Arten *kazbekianus*, *raddei* und *terekensis* unterscheiden sich durch das Vorhandensein von Scheitelgruben, andere Kontur des 2. Sternits und ganz abweichende Färbung.

2. *Hoplomerus (Paragymnomerus) excelsus* (Kostylev, 1934) ♂ (neu).

Das oben p. 9, n. 8 genannte ♀ aus der Steppe Kisil-kum stimmt ganz mit der Beschreibung (Arch. Mus. Zool. Univ. Moscou, 1, 1934, p. 122) überein. Die Zugehörigkeit des ♂ ist evident. Seine morphologischen Eigentümlichkeiten verweisen diese Art in die Untergattung *Paragymnomerus*. Das ♂, das ich zum Allotypus bestimme, sieht so aus:

Färbung: Am schwarzen Körper sind vom Kopf und Thorax goldgelb: Kopfschild, Stirnhöcker, mittelbreite Orbitalbinde bis in den Sinus (diesen nicht ganz ausfüllend, unten mit dem Gelb des Stirnhöckers und des Kopfschildes verschmolzen), Oberlippe, Wangen, unteres Ende der Schläfen, die vordere Hälfte der Kopfrückseite, ein Fleck hinter dem oberen Augenende, Oberkiefer (Innenkante und Zahnreihe rotbraun), Fühlerschaft (oben dunkel kastanienbraun gestreift), Pronotum (ausser dem distalen Drittel), vorn bis zur Mitte des vertikalen Teils und seitlich etwas auf die Propleuren übergreifend, die Vorderrandleiste der letzteren und Prosternum; rostgelb: 2 kleine Flecke hinten auf dem Schildchen, 1 Fleck auf der Rückseite des Hinterschildchens mitten, die Schulterbeulen, Flügeldecken (letztere am Rande mitten durchsichtig gelblich), Parategulae und (undeutlich) der innere Saum der Pronotumlappen; Mesopleuren und Mittelsegment ungezeichnet. Tergite 1, 2, 6 und 7 mit licht bräunlich goldgelber Endbinde, die auf 1 und 2 fast die ganze Länge der Scheibe einnimmt, aber vorn in ganzer Breite auf 1 stumpfwinklig (mit geschweiften Seiten) auf 2 tief spitzwinklig bis fast an's Ende ausgeschnitten (Abbild. 1), auf 6 schmal und beiderseits der Mitte rundlich ausgebuchtet, auf 7 breit und seitlich schmal und tief ausgeschnitten ist; Tergite 3—5 bis auf einen gelben Tüpfel auf den

Paratergiten (am Rande mitten) total schwarz; Basis des 1. Tergits beiderseits rostgelb gefleckt; Sternit 2 goldgelb, mit ziemlich breiter, hinten beiderseits tief ausgebuchteter, schwarzer Basalbinde, 3—6 am Ende mit ansehnlichen dreieckigen gelben Seitenflecken. Hüften und Schenkelringe gelb, erstere hinten \pm gebräunt, Beine goldgelb, Schenkel I mit rostgelber Basis, II hinten, III hinten und vorn braun gestreift,

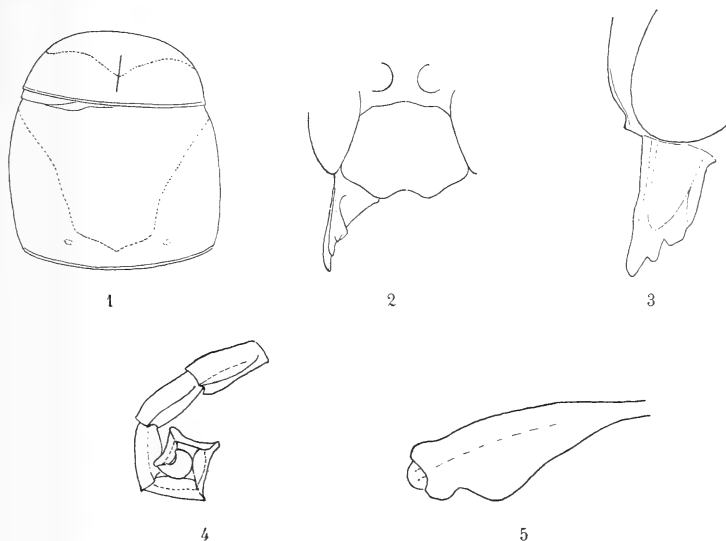


ABB. 1-5.

Hoplomerus (Paragymnomerus) excelsus (Kost.) ♂ (Allotypus):

Abb. 1: 1. und 2. Tergit. — Abb. 2. Clypeus und Mandibel.

Abb. 3. Rechte Mandibel von aussen. — Abb. 4. Linke Fühlerspirale.

Abb. 5. Schenkel des rechten Mittelbeines von oben.

Tarsen rostgelb. Flügel rostgelb getrübt, Adern gelblich-braun, Mal rötlich-gelbbraun. Fühlergeissel matt orange, oben (das 2. Glied ausgenommen) kastanienbraun gezeichnet (Glieder 1 gefleckt, 3 ziemlich schmal, 4 ff. immer breiter gestreift, wobei Basis und Ende jedes Gliedes schmal hell bleiben), die Endglieder total geschwärzt, Unterseite der Geisselglieder 3 (auf der Endhälfte), 4 und 5 ausgedehnter, schwarz gefleckt, 6 ff. wie auf der Oberseite gezeichnet.

Körperbau: Sehr robust; Kopf merklich breiter als der Abstand der Pronotumecken, Gesichtsform ungefähr wie bei *sp. spiricornis* (Spin.) ♂, Länge zur Breite = 138: 145, Schläfen so breit wie das Augenprofil im Sinus (30: 30), POL: OOL: OVL¹ = 20: 11: 14; Kopfschild viel

¹ POL = Abstand der hinteren Ocellen von einander; OOL = kürzester Abstand der hinteren Ocellen vom oberen Augenlappen; OVL = vertikaler Abstand der hinteren Ocellen vom Scheitelfirst (von vorn gesehen).

breiter als lang (83:60), der flache (5) Ausschnitt viel breiter als der Abstand der Fühlergruben (26:15), rundlich stumpfwinklig mit abgerundeten Seitenecken (Abbild. 2); Kopfschild distal dick (bis in den Ausschnitt und in die Seitenecken hinein kräftig gewölbt); Schläfenkontur hinter der Oberkieferleinlenkung rundlich stumpfwinklig nach hinten gebogen; Oberkiefer kurz und breit (Länge hinten 58, vorn [bis zur Basis der Zahnreihe] 35, Breite 26), im Querschnitt stark gebogen, das dreieckige Feld gross, kräftig konkav, ohne Zahnücke, dreizählig, der Basalzahn gerade abgeschnitten, doppelt so breit wie lang (Abbild. 3); Fühlergeissel viel kürzer und dicker als bei *sp. spiricornis* ♂, Länge (an der Unterseite gemessen) zur Dicke (distal gemessen) bei Glied 2 = 44:15, bei 3 = 30:15, bei 4 = 28:15 (alles bei Betrachtung der Geissel von vorn), Länge (an der Oberseite gemessen) zur grössten Dicke bei Glied 6 = 30:14; 7 = 27:12; 8 = 25:11; 9 = 19:6; 10 = 16:4; 11 = 15:3,5 (ebenfalls alles von vorn gesehen); bei Betrachtung der Geissel von oben sind die Glieder 3 ff. viel breiter: Länge zur grössten Breite bei 3 = 30:25; 4 = 32:25; 6 = 26:27; 7 = 28:24; 9 = 20:19¹; 12. Glied etwas länger als breit, zungenförmig oval, im Profil papierdünn und stark hakenförmig zurückgebogen; 11. und 10. Glied im Profil stark, das 9. schwächer zusammengedrückt und etwas durchgebogen, auf der Unterseite (wie auch das 8. und 7.) flach ausgehöhlt (Abbild. 4). Pronotum deutlich länger und spitzer als bei *sp. spiricornis* ♂, etwas aufgebogen; Mesonotum mitten längs etwas vertieft, Parapsidenfurchen bis vorn durchgehend, aber schwach ausgeprägt; Schildchen mitten mit eingeritzter Längslinie; Rückseite des Hinterschildchens im untersten $\frac{1}{4}$ konvex, darüber flach stumpfwinklig eingedrückt; Epicnemien ohne scharfe Kante; Rückwand des Mittelsegments nach dem scharf ausgeprägten vertikalen Mittelkiel von den Seiten her abschüssig; Schrägleisten der Seitenwände des Mittelsegments flach, abgerundet. Tergit 1 (von oben) fast $2\frac{1}{2}$ mal so breit wie lang, die Scheibe mitten mit einer vorn und hinten abgekürzten, linearen, scharf ausgeprägten Längsfurche; Kontur des 2. Sternits auf der vorderen Hälfte kräftig konvex, auf der hinteren schwach konkav, Sternit 5 mitten längs etwas gehoben, 6 und 7 mitten flach konkav. Schenkel I mit abgerundeter (nicht wie bei *sp. spiriformis* ♂ kantig zusammengedrückter), im Profil nicht an der Basis bogenförmig verbreiteter Unterseite, ihre Oberseite im Profil nicht flach konkav sondern gerade, distal flach konvex; Schenkel II nach dem Schema von *spiricornis* gebaut, aber die Aufreibung des distalen Drittels der Vorderseite stärker entwickelt (weiter vorspringend, rundlich winkelförmig) und die Einschnürung des Schenkels kräftiger, so dass die Oberseite der Schenkelspitze stärker aufgebogen und vorn im Profil nicht abgerundet sondern winkelförmig ist

¹ Die scheinbaren Unstimmigkeiten in der Länge einzelner Glieder, von vorn und von oben gesehen, erklären sich daraus, dass diese Glieder, von oben gesehen, unsymmetrische Form haben, nämlich vorn kürzer als hinten sind.

(Abbild. 5); Schenkel III unten im distalen Drittel rundlich stumpfwinklig verbreitert. Behaarung (schlecht erhalten, da der Allotypus ein stark abgeflogenes Stück ist): Auf Kopf und Thorax wie bei *sp. spiricornis* ♂, aber nur $\frac{2}{3}$ so lang, blond; Sternite mit staubartiger, mikroskopischer, blasser Pubeszenz, 3—5 ohne distale Borstenbinden; Behaarung der Beine ebenfalls viel kürzer als bei *sp. sp.* ♂, namentlich die der Hinterkante der Schienen III.

Skulptur: Kopfschild fein chagriniert, schwach und fettig glänzend, merklich weitläufiger und kräftiger als bei *sp. sp.*, aber flach punktiert; Skulptur vom Kopf und Thorax ungefähr wie bei *sp. sp.*; Rückseite des Hinterschildchens poliert, oben dicht und kräftig punktiert; Seitenfelder des Mittelsegments flacher und weniger stark als bei *sp. sp.* punktiert, Rückwand des Mittelsegments glänzend, ganz oberflächlich chagriniert, mitten undeutlich punktuliert, nur ganz oben mässig dicht kräftig, aber flach punktiert. Tergit 1 auf chagriniertem und dicht flach punktulierte Grunde mässig dicht ziemlich schwach punktiert (merklich feiner, flacher und zerstreuter als bei *sp. sp.*), auch die Skulptur des 2. Tergits entsprechend verschieden, Tergite 3 ff. auf fettig mattem, chagriniertem Grunde sehr dicht, aber undeutlich (viel feiner und oberflächlicher als bei *sp. sp.*) punktulierte; Sternite seidig matt, chagriniert und dicht punktulierte, 2 und 3 mit weitläufiger, auf 2 ziemlich schwacher, auf 3 kaum bemerkbarer Überpunktierung, 7 mit kräftigerer, tieferer Punktulierung und distal mit zerstreuter, schwacher Punktulierung. Länge: 18 mm (total).

Dieses ♂ unterscheidet sich von *spiricornis* (Spin., 1808) ♂ morphologisch grundsätzlich durch das Fehlen einer Zahnücke bei auch im übrigen abweichendem Bau der Oberkiefer, durch das Nichtvorhandensein distaler Beborstung auf den Sterniten 3—5 und durch andere Form der Schenkel I. Die ♂♂ von *ibericus* (Dusmet, 1909)¹ (von dem ich ein Exemplar untersuchen konnte), und von *spiricorniformis* (Birula, 1926)² (mir in natura nicht bekannt), haben ebenfalls unbeborstete Sternite 3—5, aber andere Form der Schenkel I, und ausserdem hat *ibericus* ♂ eine Zahnücke. (Ob letzteres auch bei *spiricorniformis* ♂ der Fall ist, ist ungewiss: der Autor sagt nichts darüber, so dass man annehmen könnte, die Oberkiefer seien wie bei *spiricornis* ♂ beschaffen, mit dem er *spiricorniformis* vergleicht, aber es ist wahrscheinlicher, dass er auf die Oberkiefer nicht geachtet hat, zumal er von dem Unterschied, der insoweit

¹ Als *Odynerus (Hoplomerus) spiricornis* Spin. var. *iberica* Dusmet ♂ ♀, in Mem. Prim. Congr. Natur. Espan., 1909, p. 172 (loc. typ.: Madrid, Villa-verde, Escorial, Los Molinos) beschrieben.

² Als *Hoplomerus spiricorniformis* ♂ ♀ von A. BIALYNICKI-BIRULA in Bull. Acad. Sci. U.R.S.S., 1926, p. 899/900 (loc. typ.: Araxes-Tal) beschrieben.

zwischen *Paravespa grandis* [F. Mor., 1885] ♂ [Zahnlücke vorhanden] und *Paravespa quadricolor* [F. Mor., 1885] ♂ [keine Zahnlücke] besteht, weder p. 886 noch p. 891 etwas erwähnt.)

In der Untergattung *Paragymnomerus* lassen sich nach den morphologischen Merkmalen der ♂♂ 3 Gruppen unterscheiden:

1. *spiricornis*-Gruppe: Oberkiefer mit Zahnlücke; Schläfenkontur von der Oberkieferbasis geradlinig ansteigend; Schenkel I unterseits scharfkantig zusammengedrückt; Sternite 3—5 distal dicht rostgelb beborstet. Arten: *sp. spiricornis* (Spin., 1808), *spiricornis turanicus* (Kostylev, 1940), *amitinorum* Blüthg., 1952.
2. *ibericus*-Gruppe: Oberkiefer, Schläfenkontur und Schenkel I wie bei Gruppe 1, aber Sternite 3—5 nicht beborstet. Arten: *ibericus* (Dsm., 1909) und wahrscheinlich auch *spiricorniformis* (Bial.-Birula, 1906).
3. *excelsus*-Gruppe: Oberkiefer ohne Zahnlücke (dreizähmig); Schläfenkontur hinter der Oberkieferbasis stumpfwinklig nach hinten gebrochen; Schenkel I unterseits abgerundet; Sternite 3—5 nicht beborstet. Art: *excelsus* (Kostylev, 1934).

Nicht in diese Untergattung gehört die Art *signaticollis* F. Mor., 1888 (*Semenowi* F. Mor., 1895, ♂): Allerdings ist beim ♂ die Schläfenkontur wie bei *excelsus* ♂ stumpfwinklig gebrochen (Abbild. 6), aber die Schenkel sind normal geformt, der Bau der Fühler (insbes. der Endspirale) ist ganz anders (Abbild. 7), die Schläfen haben eine winzig kurze, in sich gleichmässige Behaarung. (Die Sternite 3—5 sind wie bei der *spiricornis*-Gruppe distal beborstet, die Oberkiefer haben keine Zahnlücke; Kopfschild Abbild. 8).

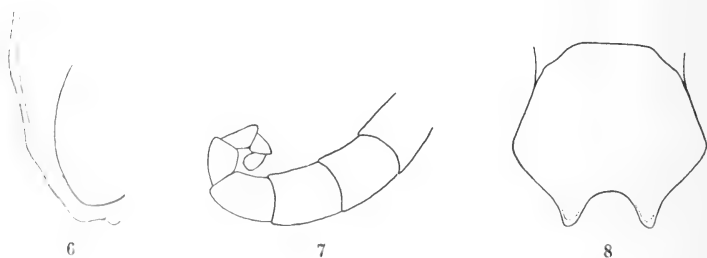


ABB. 6-8

Hoplomerus (Subgenus ?) *signaticollis* F. Mor. ♂:

Abb. 6. Kontur der rechten Schläfe. — Abb. 7. Fühlerspirale.

Abb. 8 Clypeus.

3. *Pterocheilus pompiliiformis* n. sp. ♀.

Dieses ♀ ist offenbar sehr nahe mit *crabroniformis* ♀, das ich nur aus der Beschreibung¹ kenne, verwandt, hat namentlich dieselbe Bildung der Schrägleisten des Mittelsegments, unterscheidet sich aber scharf von ihm durch die nicht rechtwinkligen, sondern zahnartig spitzwinkligen Pronotumecken, durch die orangerote, nicht weisse Zeichnung von Kopf und Thorax und durch andere Fühlerfärbung. Es sieht so aus:

12 mm (total). Schwarz mit roter Zeichnung und weissen Hinterleibsbinden; Lippentaster bernsteingelb, dicht und sehr lang blass rostgelb zweizeilig behaart, Glied 3 so lang wie 2 und so breit wie dessen Basalpartie, vorn geradlinig, hinten konvex (distal stärker als an der Basis), im Profil gebogen; Pronotum mitten ohne Leiste; Mesonotum hinten mitten zerstreut punktiert, mit polierten Zwischenräumen; Parapsidenfurchen nur auf der hinteren Hälfte gut entwickelt. Tergite ohne Überpunktierung. Behaarung von Kopf und Thorax von gut mittlerer Länge, auf den Schläfen etwas kürzer (hier so lang wie auf den Hüften I), weich, struppig, blass rostgelb.

Orangerot sind Kopfschild, Oberlippe, Oberkiefer (mit dunkleren Zähnen), Stirnkiel, Stirnfleck, breite Orbitalbinde vom Kopfschild bis in den Sinus, diesen ausfüllend, grosse Schläfenflecke, die sich weit nach der Scheitelmittle erstrecken, Prothorax (mit oder ohne Unterbrechung auf der Pronotummitte), 2 kleine Flecke vorn auf dem Mesonotum (die fehlen können), Schildchen (ausser ganz vorn), Hinterschildchen, grosser Fleck auf dem oberen Abschnitt der Mesopleuren, ein kleiner auf dem unteren Abschnitt oben, Flecke auf den Seitenfeldern und auf den Seitenwänden des Mittelsegments, grosse, innen abgerundete und sich mitten fast berührende seitliche Flecke auf der Mitte des 1. Tergits, die auf der Basalpartie bis zur Mitte herabreichen, das 2. Tergit ausgedehnt, so dass schwarz nur ein halbmondförmiger, der Endbinde anliegender Fleck bleibt, die Basis des 3. Tergits seitlich, die beiden ersten Sternite und die Basisseiten des 3.; Tergite 1—5 mit elfenbeinweissen Endbinden (1 schmal, seitlich verschmälert und stark abgekürzt, 2 mässig breit, stark abgekürzt, 3—5 breit, doppelt gebuchtet [3 wenig, 4 stärker, 5 stark]), Tergit 6 grösstenteils weiss; Sternite nicht weiss gezeichnet; Beine orange, Schenkelringe braun; Fühlerschaft orange, oben distal kastanienbraun gefleckt, Geissel schwarzbraun, unterseits an der Basis schwach bräunlich; Flügeldecken orangegelb, Flügel schwach getrübt, Adern und Mal hellbraun, letzteres innen heller, Radialzelle gebräunt.

¹ Horae soc. ent. Ross., 29, 1895, p. 424.

Kopf wenig breiter als der Thorax, von oben gesehen dick, mit rundlich verschmälerten Schläfen, Scheitel mitten mit einer hinten fast kantig begrenzten, etwas gebogenen, flachen Querfurche, deren Breite dem von den hinteren Nebenaugen (bis zu ihrem Aussenrande) eingenommenen Raum entspricht; Gesicht viel breiter als lang (122:106), queroval, Kopfschild viel breiter als lang (65:48), Ausschnitt wenig schmaler als der Abstand der Fühlergruben (15:17), flach rundlich stumpfwinklig (Tiefe 2,5), mit abgerundet dreieckigen Seitenzähnen. Schildchen hinten mitten flach eingesenkt; Rückwand des Hinterschildchens oben flach konvex begrenzt, mitten querüber etwas eingedrückt, im Profil schwach konvex; Tergit 1 im Profil mit sehr schwach konvexer Basis und fast ebener, nur am Ende deutlicher konvexer Scheibe, die miteinander einen Winkel von 100° bilden, Scheibe doppelt so breit wie lang (92:46), regelmässig schalenförmig, die lineare Mittelfurche der Scheibe scharf ausgeprägt, vorn bis auf die gewölbte Mittelpartie verlängert; Sternit 2 im Profil flach konvex, vorn wenig stärker gebogen.

Kopfschild ganz oberflächlich chagriniert, stark und etwas fettig glänzend, mit kaum angedeuteten, flachen Längsfurchen (dadurch etwas uneben), mit sehr zerstreuter, kräftiger, flacher Punktierung; in den oberen Seitenwinkeln ist die Chagriniierung deutlich und die Punktierung fein und dicht; Stirn unten mitten und in den Augenbuchten fein und sehr dicht, im übrigen kräftig und tief punktiert, hier mit glänzenden Zwischenräumen, die kleiner bis viel kleiner als die Punkte sind; Scheitel wenig stärker als der obere Teil der Stirn punktiert, Zwischenräume hier und da grösser als die Punkte; Punktierung der glänzenden, kaum merklich chagrinierten Schläfen \pm zerstreut, etwas schwächer als auf dem Scheitel. Pronotum mit ungleichmässiger Punktierung (merklich schwächer bis so stark wie die der oberen Stirn), die glänzenden Zwischenräume überwiegend grösser als die Punkte; Mesonotum am Rande schwach und äusserst dicht, im übrigen so stark wie die Stirn (Zwischenräume kleiner bis grösser als die Punkte), hinten mitten grob und ungleichmässig (Zwischenräume teils kleiner, teils 2 bis 3 mal grösser als die Punkte), punktiert, die Zwischenräume glatt und stark glänzend. Schildchen mitten beiderseits spärlich und grob, im übrigen dicht und kräftig punktiert, die Zwischenräume wie auf dem Mesonotum. Hinterschildchen mit oberflächlich chagriniertem, schwach glänzender, unten fein und sehr dicht, oben teils dicht, teils zerstreuter kräftig punktierter Hinterwand. Epicnemien auf chagriniertem, mattem Grunde dicht fein flach punktiert. Mesopleuren auf dem oberen Abschnitt schwach (merklich schwächer als die Propleuren) sehr dicht punktiert, nur hier und da ein punktgrösser Zwischenraum; auf dem unteren Abschnitt grob und nur wenig weitläufiger, mit glatten, glänzenden Zwischenräumen, ganz hinten rauh chagriniert und glanzlos. Metapleuren seidig matt chagriniert und (kaum erkennbar) fein quergestreift und fein und dicht punktiert. Mittelsegment mit glanzlosen, chagrinierten, runzlig dicht fein punktierten und undeutlich schräg gestreiften Seitenfeldern, ebenso, aber deut-

licher, skulptierten, unten hinten etwas glänzenden Seitenwänden und chagriniert, seidig matter, undeutlich bogenförmig quergestreifter und mitten ganz oberflächlich und kaum bemerkbar punktierter Rückwand. Tergit 1 schwach und seidig glänzend, auf undeutlicher Chagriniierung sehr dicht (Zwischenräume etwa punktgross oder darüber) flach, auf der abschüssigen Basis spärlicher punktiert; 2 ebenso, aber die Punktierung noch zarter; auf den weissen Endbinden ist die Punktierung etwas zerstreuter und etwas weniger fein. Sternit 2 mitten sehr zart wellig querchagriniert und mit sehr feinen, haartragenden Punkten spärlich besetzt, glänzend mit fettigem Schein, seitlich netzartig chagriniert und dicht winzig punktiert, seidig matt.

Tergit 1 im Profil mit sehr dichter, winziger, brauner Pubeszenz und auf der Basis ziemlich dichter, auf der Scheibe spärlicherer und kürzerer, langer Behaarung, 2 an der Basis so behaart; Sternit 2 im Profil mit spärlicher Behaarung von mittlerer Länge.

Holotypus: 1 ♀ von Keless (bei Taschkent), 25.4.1871. Paratypus: 1 ♀ ohne Fundort (aber sicher Steppe zwischen Taschkent und Keless), 23.4.1871, beide von A. P. FEDTSCHENKO gesammelt, in der SAUSSURE'schen Sammlung im Universitätsmuseum in Genf.

4. *Pterocheilus luteocinctus* n. sp. ♀.

12 mm (total). Schwarz mit satt hellgelber Zeichnung. Kopfschildende etwas schmäler als der Abstand der Fühlergruben (12:16), flach konkav ausgerandet, mit breiten, rundlich stumpfwinkligen Ecken; Lippentasterglied $3\frac{2}{3}$ so lang wie 2, mit ganz schwach konkaver Vorder- und mässig konvexer Hinterkante, die miteinander eine rundliche Ecke bilden, im Profil flach gebogen; 2 breit, Basalhälfte etwas breiter als die Endhälfte, mit flach konkaver Vorder- und flach konvexer Hinterkante; Taster dicht und sehr lang behaart. Schläfen struppig behaart. Pronotum auch seitlich ohne Leiste, abgerundet; Parapsidenfurchen durchgehend, ganz vorn aber undeutlich; Schrägleiste (wie bei *crabroniformis*) mit (von oben gesehen) rundlich stumpfwinklig vorspringender Quetschfalte mitten; Tergit 1 im Profil mit flach gewölbter Basis und ebener, distal leicht gehobener Scheibe, die einen abgerundeten Winkel von etwa 120° miteinander bilden, Scheibe sehr kurz (45:86). Punktierung des Mesonotums auch hinten dicht. Tergit 1 auf chagriniertem Grunde auf der Scheibe runzlig dicht, fein, auf der Basis etwas schwächer, punktiert, Scheibe ganz matt (nur distal mitten etwas weitläufiger und zarter punktiert und schwach

glänzend), Basis seidig matt; 2 ff. auf chagriniertem Grunde sehr dicht winzig flach, distal mitten etwas zerstreuter, stärker und tiefer punktiert, hier etwas glänzend, im übrigen seidig matt; Tergite ohne Überpunktierung.

Gelb sind Kopfschild (der freie Teil schmal braun gesäumt), breite Orbitalbinden vom Kopfschild bis in den Sinus, grosse Schläfenflecke (Stirn ohne Zeichnung!), Fühlerschaft (hinten schwarz), Basaldreieck der rostroten Oberkiefer, Pronotum (mitten schmal unterbrochen), Flügeldecken, 2 grosse Flecke auf dem Schildchen, Rückseite des Hinterschildchens, grosse Flecke auf dem oberen Abschnitt der Mesopleuren und auf den Seitenfeldern des Mittelsegments, unter letzteren kleinere Flecke; Scheibe des 1. Tergits, vorn mitten mit rechtwinkligem Ausschnitt, dessen Spitze bis zur Mitte der Scheibe reicht (der vertiefte Längsstrich bräunlich), breite Endbinden des 2.—5. Tergits, die seitlich breit rundlich nach vorn erweitert sind (auf mehr als $\frac{2}{3}$ der Tergitlänge), das 1. Sternit, sehr breite Endbinden des 2.—5. Sternits, auf 2 mitten vorgezogen und hier vorn ausgeschnitten, auf 3—5 dreimal gebuchtet; Tergit 6 und Sternit 6 mit Ausnahme der Basis total gelb. Fühlergeissel (einschl. des 1. Gliedes) braunschwarz. Schenkel II und III hinten fast bis zum Ende, III vorn etwas kürzer, II vorn zu $\frac{2}{3}$, schwarzbraun, Oberkante von II und III grösstenteils gelb, Schenkel I bis zu $\frac{3}{4}$ oben braun gestreift, Schenkel im übrigen, Schienen und Tarsen goldgelb, Schienen teilweise leicht rostgelb getönt. Flügel rostgelb getrübt, Radialzelle schwach gebräunt, Adern und Mal rötlich bernsteingelb. Lippentaster licht rostgelb, 1. und 2. Glied gebräunt.

Gesicht und Kopfschild viel breiter als lang (erstes 110: 95, quere, letzteres 60: 45); Scheitel mitten in Ausdehnung des Nebenaugenabstandes mit einer nicht scharf umgrenzten schmalen, flachen Quervertiefung, ohne eigentliche Scheitelgruben; Schläfen dick, etwas geschwollen, rundlich verschmälert. Schildchen mit schwacher Mittelfurche; Rückseite des Hinterschildchens schwach gewölbt, nach vorn geneigt; Epinemien abgerundet; Sternit 2 im Profil schwach konvex, vorn stärker gebogen.

Kopfschild sehr gering chagriniert, mässig und fettig glänzend, mit reichlicher, unregelmässiger, kräftiger, oben mitten ausgedehnt mit spärlicher, feiner, Punktierung, auf der Endhälfte durch ganz oberflächliche, unregelmässige Längsfurchen uneben; Stirnkiel glatt, glänzend; Stirn auf der unteren Hälfte mit feiner, runzlig dichter Punktierung, glanzlos, oben mit ziemlich kräftiger, tiefer, kaum weniger dichter Punktierung, die vielfach lineare, glänzende, zu einem unregelmässigen Netzwerk zusammenfliessende Zwischenräume hat; Scheitel mit kräftiger Punktierung, die Zwischenräume viel kleiner als die Punkte bis stellenweise etwas grösser als diese, deutlich glänzend; ganz hinten ist die Punktierung schwach und runzlig dicht; Schläfen auf kaum chagriniertem, glänzendem Grunde unregelmässig, \pm zerstreut, kräftig, teilweise ziemlich grob,

punktiert. Pronotum neben dem Mesonotum mit kräftiger, tiefer, im übrigen mit schwächerer Punktierung, die glatten Zwischenräume hier und da über punktgross; Mesonotum mit sehr dichter, ziemlich kräftiger (etwa so stark wie auf der oberen Stirn), neben den Flügeldecken und ganz hinten mit feiner Punktierung, die Zwischenräume überwiegend kleiner als die Punkte, hier und da etwas grösser als diese, auf der Mittelfläche zu unregelmässigen Längslinien zusammenfliessend; Schildchen mit ziemlich grober, dichter, mitten beiderseits weitläufigerer, tiefer Punktierung; Rückseite des Hinterschildchens matt, runzlig dicht sehr fein punktiert. Mittelsegment mit glanzlosen, runzlig dicht sehr fein punktierten Seitenfeldern, auf chagriniertem, etwas glitzerndem Grunde teils dicht, teils zerstreuter flach punktierter und mitten ganz obsolet nadelrissiger Rückwand und seidig matten, rauh chagrinierten und oben deutlich quergestreiften und reichlich punktierten Seitenwänden. Epicnemien schwach chagriniert und reichlich, oben spärlicher, schwach punktiert; Mesopleuren mit kräftiger, unten ziemlich grober, Punktierung, die unten mitten zerstreut, im übrigen dicht ist, mit unten sehr oberflächlich, im übrigen etwas deutlicher chagrinierten, glänzenden bis matten Zwischenräumen. Sternit 2 auf netzartig chagriniertem Grunde mit mässig dichter, sehr feiner, flacher, mitten nach dem Ende zu sich verlierender Punktierung, schwach und fettig glänzend.

Behaarung blass rostgelb, auf Kopf und Thorax reichlich und lang, struppig, auf den Schläfen etwas kürzer; Tergit 1 im Profil auf Basis und Scheibe mit winziger, sehr dichter, schräger Pubeszenz und aus dieser herausstehender, spärlicher, ziemlich langer, feiner Behaarung.

Holotypus: 1 ♀ von Sangy-Dschuman (Sarafschan-Tal), 25.5.71, A. P. FEDTSCHENKO leg., in der SAUSSURE'schen Sammlung im Universitätsmuseum in Genf.

Dieser Art ist nahe mit *crabroniformis* Mor. und *pompiliiformis* m. verwandt, von denen sie sich durch die Färbung und durch die abgerundeten Schultern unterscheidet.

Adresse des Verfassers:

Dr h. c. Paul Blüthgen, Naumburg (Saale),
Hallische Str. 58.

Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad

von

Esther SAGER

Mit 6 Tabellen und 66 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	26
Material und Methoden	27
I. <i>Pterylographische Angaben</i>	30
1. Besonderheiten der Pterylose bei <i>Pavo cristatus</i> L. im caudalen Teil der Rückenflur	30
a) Anordnung der Konturfederanlagen	30
b) Das Auftreten von Pelzdunen	33
2. Entstehungsordnung der embryonalen Anlagen im caudalen Teil der Rückenflur	37
3. Abgrenzung des im folgenden Teil der Arbeit berücksichtigten Bezirks der unteren Rückenflur. Zur Kennzeichnung der individuellen Anlagen angewandtes Nummerierungssystem	39
II. <i>Beschreibung der Federmuster des adulten Pfauenhahns</i> . .	39
1. Grundtypus	40
2. Modifikation A	43
3. Modifikation B	49
4. Modifikation D	51
5. Modifikation C	54
III. <i>Verteilung der verschiedenen Federtypen des adulten Hahnes im Radbezirk</i>	60
1. Bezirk 0	62
2. Bezirk A	62

3. Bezirk B	62
4. Bezirk C	64
5. Bezirk D	67
IV. <i>Bildung neuer Federformen durch Reduktion von Ästen</i> .	67
1. Grundtypus	71
2. Modifikation A	73
3. Modifikation B	75
4. Modifikation D	79
5. Modifikation C	79
V. <i>Der Grundtypus und seine Modifikationen</i>	84
1. Bezirk A	91
2. Bezirk B	91
3. Bezirk C	92
4. Bezirk D	93
VI. <i>Die Federflur als Feldbildung. Vergleich verschiedener Individuen</i>	94
VII. <i>Das Rad</i>	101
1. Die Anordnung der Federn im Rad	101
2. Das Rad als ornamentale Figur	105
a) Radmittelfeld	107
b) Radzentrum	108
c) Oberer Abschlussrand	109
d) Unterer Abschlussrand	110
<i>Zusammenfassung</i>	116
<i>Literaturverzeichnis</i>	125

EINLEITUNG.

Der Gegenstand unserer Untersuchungen, das Pfauenrad, ist eines der reichen visuellen Muster, welche nur während der Balz in ihrer ganzen Schönheit gezeigt werden. Die Tatsache, dass solche Muster Anlass zu verschiedenen Spekulationen waren, zeigt die starke Wirkung, welche sie stets auf den Menschen ausübten. Schon DARWIN 1871 beschäftigte sich eingehend mit den Verzierungen, die männliche Vögel vor den Weibchen zur Schau stellen. Er interpretierte sie als Produkte der geschlechtlichen Zuchtwahl. ZUR STRASSEN 1935 folgt grundsätzlich Darwins Idee, geht aber in seiner Interpretation weiter, indem er z. B. annimmt,

die plastisch wirkenden Augenflecke (von Argusfasen und Spiegelpfau) wirkten auf die Weibchen als „plastisches Körnerbild“.

Hier wollen wir uns nicht mit theoretischen Spekulationen über die Entstehung des Musters beschäftigen, sondern es soll der Versuch unternommen werden, das vorliegende Muster mit morphologischen Mitteln zu analysieren. Dabei müssen wir uns auch mit der Frage der Funktion des Gesamtmusters auseinandersetzen. Die Untersuchungen der Verhaltensforschung zeigten allgemein die Bedeutung, welche visuelle Muster im Sozialleben der Tiere haben können. Schon SUEFFERT 1929 hat darauf hingewiesen, dass Muster im Dienste eines bestimmten ökologischen Prinzips „bildhaft“ ausgestaltet sein können. PORTMANN weist in seiner Arbeit über die Tiergestalt (1948a) auf eine andere Sinnbeziehung solcher bildhafter Gestaltungen hin, indem er aufmerksam macht auf ihren rein formalen Wert, der unabhängig von den elementaren physiologischen Funktionen besteht. In der vorliegenden Arbeit werden Struktur und Muster der Radfedern beschrieben und es soll gezeigt werden, ob mit morphologischen Mitteln ein Beitrag geleistet werden kann zur Frage, welcher Art die über elementare Funktionen hinausgehende Wirkung der äusseren Gestalt sein kann.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung diese Arbeit entstanden ist, danke ich herzlich für seine wertvollen Anregungen und sein Interesse an meiner Arbeit sowie auch für die Unterstützung durch Material aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt. Auch Herrn Prof. Dr. H. Hediger, der mir freundlicherweise Pfaueneier, Kücken, adulte Hähne sowie eine Anzahl Photographien zur Verfügung stellte, bin ich zu grossem Dank verpflichtet. Ebenso möchte ich Herrn W. Krebs, Thun, für das Überlassen von Eiern danken. Besonderen Dank schulde ich Frl. Lorette Riesterer, die mir bei der Herstellung der Photographien grosse Hilfe leistete.

MATERIAL UND METHODEN.

Das Material für meine Hauptuntersuchungen lieferten 4 adulte Hähne (Männchen A—D) von *Pavo cristatus* L. Zum Teil stammen sie aus dem Zoologischen Garten Basel, zum Teil von privaten Pfauenzüchtern. Die Männchen A—C erhielt ich als ausgewachsene

Tiere, Männchen D als zweijähriges Jungtier (Adultkleid im 3. Jahr). Ein Teil der juvenilen Oberschwanzdecken (sowie auch Rückenfedern) dieses Exemplars wurden gesammelt, indem die verhornten Federn an der Basis abgeschnitten und nach dem auf Seite 39 angegebenen Numerierungssystem individuell gekennzeichnet wurden; Rupfen der Federn hätte die normale Entwicklung gestört. Um Verwechslungen zwischen den einzelnen Follikeln zu vermeiden — es war oft nicht leicht, sich beim lebenden Tier in dem Gewirr von Konturfedern, Dunen und Blutkielen zurechtzufinden —, wurden die in der Haut steckengebliebenen Federspulen mit verschiedenen Farben markiert, das Wachstum der Adultfeder wiederholt kontrolliert und diese, sobald die verhornte Federspitze aus der umhüllenden Scheide entlassen wurde, ebenfalls gekennzeichnet.

Männchen D wurde in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel gehalten, bis sein Adultkleid verhornt war, dann wurde sein Rad montiert (Abb. 65). Das Rad wurde nach zahlreichen Photographien und Beobachtungen an lebenden Pfauen konstruiert, nachdem jede Feder individuell markiert worden war, sodass nach der Rekonstruktion das System der Verteilung der einzelnen Federn erkannt werden konnte.

Das Material für die weiteren Angaben über Juvenilfedern stammt von Jungtieren, deren in der Zoologischen Anstalt eine grössere Zahl aufgezogen wurde. Ein Teil ihrer Federn wurde abgeschnitten und die einzelnen Follikel wie bei Männchen D unter Kontrolle gehalten, die Federn anderer Follikel wurden systematisch gerupft. Da die Arbeit im Laufe der Zeit einen andern Kurs nahm, als ursprünglich vorgesehen war, wurden nur wenige Resultate dieser Untersuchungen hier aufgenommen.

Die unten angeführte Liste gibt die für die pterylographischen Untersuchungen verwendeten Arten der Phasianiden. Der grösste Teil des Materials stammt aus der Zoologischen Anstalt Basel, vom Pfau nur das eintägige Exemplar. Von Pavo wurden neben den erwähnten Adult- und Juveniltieren Embryonen verwendet, die alle in der Zoologischen Anstalt Basel erbrütet wurden.

Die Zeichnungen der Federn wurden mit einem Präzisionspantographen angefertigt, den mir das Baudepartement Basel freundlicherweise zur Verfügung stellte. Beim Zeichnen hatte ich die Federn mit einer Glasplatte zu bedecken; dabei konnten

geringe Verschiebungen der Äste nicht vermieden werden; dadurch wurde natürlich auch die Form des Musters beeinflusst. Trotzdem dürfte diese Methode wohl die grösstmögliche Genauigkeit gewährleisten. Einige Schwierigkeiten bereitete die Abgrenzung der verschiedenen Randstreifen, die alle allmählich ineinander übergehen und deren Grenzen deshalb nur durch durchbrochene Linien angedeutet wurden (s. Abb. 4). Auch die Samtrand-, die Bruchstellen- sowie die Fransenrandstruktur gehen allmählich in die Normalstruktur über (s. Abb. 5, 16, 17).

Da in diesen Übergangszonen je nach dem Einfallswinkel des Lichtes die eine oder andere Farbe stärker zutage tritt, wurde sorgfältig darauf geachtet, dass alle Federn gleich beleuchtet waren.

Für die pterylographischen Untersuchungen wurde folgendes Material verwendet:

Haubenperlhuhn (<i>Guttera Edouardi</i> (Hartl.))	1 Männchen, adult
Auerhuhn (<i>Tetrao urogallus</i> L.)	1 Ex., 1. Tag p.e.
Rothuhn (<i>Alectoris rufa</i> (L.))	1 Männchen, adult
Rebhuhn (<i>Perdix perdix</i> (L.))	1 Ex., 1. Tag p.e.
Wachtel (<i>Coturnix coturnix</i> (L.))	1 Ex., 7. Tag p.e.
Chines. Zwergwachtel (<i>Excalfactoria chinensis</i> (L.))	1 Ex., 7. Tag p.e.
Jagdhasan (<i>Phasianus colchicus</i> L.)	1 Ex., 13. Tag e. 1 Ex., 1. Tag p.e. 1 Männchen, ad.
Haushuhn (<i>Gallus domesticus</i> , Barnevelderrasse)	1 Ex., 14. Tag e.
Pfau (<i>Pavo cristatus</i> L.)	6 Embryonen: 8., 9½., 11., 12½., 14., 20. Tag e. 1 Ex., 1. Tag p.e. 1 Männchen, juv. einjährig 1 Weibchen, juv. 4½ Monate 3 Männchen, ad.

I. PTERYLOGRAPHISCHE ANGABEN.

1. BESONDERHEITEN DER PTERYLOSE BEI *Pavo cristatus* L.
IM CAUDALEN TEIL DER RÜCKENFLUR.a) *Anordnung der Konturfederanlagen.*

Die Federn, welche das Pfauenrad bilden, sind im caudalen Abschnitt der Rückenflur inseriert. Abbildung 1 gibt eine Übersicht über die Anlagenverteilung in dieser Flur; sie zeigt deutlich,

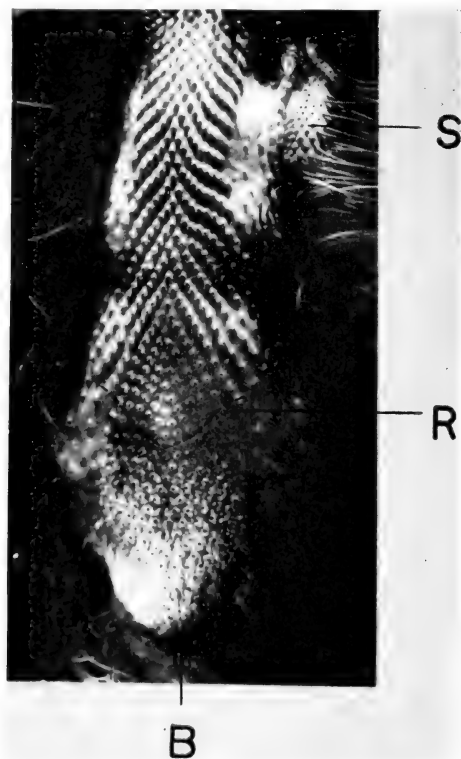


Abb. 1. — *Pavo cristatus* L., Embryo vom 20. Bruttag.

Übersicht über die Anordnung der Federanlagen in der Rückenflur.

B: Bürzeldrüse, R: Grenze des Radbezirks, S: Schulterflur.

Die Anlagen der ersten Folge (Konturfedern) sind überall deutlich sichtbar als Löcher; die entsprechenden Federkeime wurden ausgerupft. Im caudalen Teil der Flur können auch die Anlagen der zweiten Folge (Pelzdunen), deren Keime über der Basis abgeschnitten wurden, als kurze Stoppeln erkannt werden.

dass sich die Anordnung im caudalen Abschnitt verändert. Der Vergleich der definitiven Pterylose des Pfau mit derjenigen anderer Hühnervögel soll im folgenden zeigen, ob diese Modifikation mit dem Rad in Zusammenhang gebracht werden kann.

Unsere Untersuchungen beschränken sich auf den caudalen Teil der Rückenflur bis zur folgenden, willkürlich festgesetzten Grenze: Vom caudalen Rand der Schulterflur wurde eine horizontale, zur Medianachse des Körpers senkrecht stehende Linie gezogen. Die auf der Medianachse von dieser Linie getroffene Anlage bildet mit der entsprechenden diagonalen Federreihe (s. u.) die craniale Grenze des untersuchten Bezirkes (Abb. 2).

Bei allen bearbeiteten Arten sind die Konturfederanlagen der Rückenflur in Diagonalreihen angeordnet, die in spitzem Winkel auf der Medianlinie stehen.

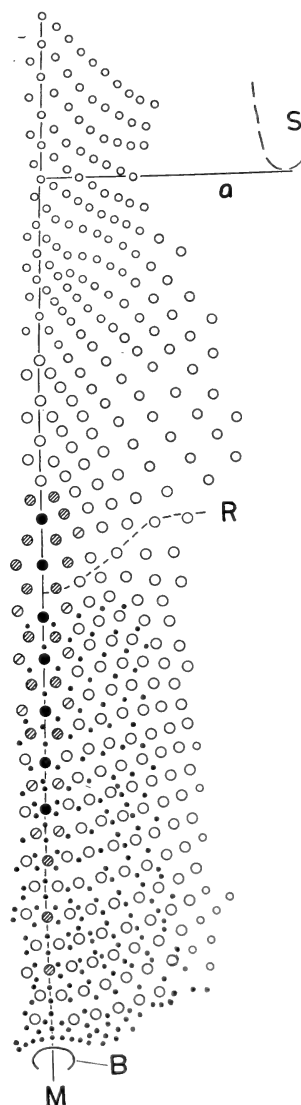


ABB. 2. — *Pavo cristatus* L., Embryo vom 20. Bruttag.

Anordnung der Federanlagen der 1. und 2. Folge in der rechten Hälfte der untern Rückenflur, halbschematisch (vgl. Abb. 1).

B: Bürzeldrüse, S: Schulterflur, M: Medianlinie, R: Grenze des Radbezirks.

a: Abgrenzung des bei den verschiedenen Arten untersuchten Bezirks.

Kreise: Anlagen der 1. Folge.

kleine schwarze Punkte: Anlagen der 2. Folge.

Differenzierung der Anlagen der 1. Folge im Radbezirk:

Grosse Kreise: beim adulten Hahn Schmuckfedern bildend.

Kleine Kreise: beim adulten Hahn Halbdunen und Dunen bildend.

● 1, ◐ 2, ○ 3: bei einem Embryo vom 8. Bruttag festgestellte Anlagen:

1 gut entwickeltes Höckerstadium, 2 kleinere Höcker, 3 kaum sichtbare Anlagen.

TABELLE I.

*Anzahl der Konturfederanlagen bei verschiedenen Arten
in der unteren Rückenflur.*

Ausser bei den mit * bezeichneten Zahlen, die Einzelwerte darstellen, handelt es sich bei den Angaben des Körpergewichts um Mittelwerte.

	Körper- gewicht in g	Anzahl der Diagonal- reihen	Anzahl der Anlagen, eine Körperhälfte
Chines. Zwergwachtel	40	20	119
Wachtel	85	17	109
Rebhuhn	370	21	168
Rothuhn	456*	21	175
Haubenperlhuhn, Männchen .	815*	25	165
Jagdfasan, Männchen	1200	24	203
Auerhuhn	2700	22	218
Pfau, Männchen	3500	21	236

Die Anzahl der Diagonalreihen sowie die Anzahl der einzelnen Anlagen variieren von Art zu Art. Aus der Tabelle I geht hervor, dass sich im allgemeinen die Zahl der Anlagen mit zunehmender Körpergrösse vermehrt, während die Zahl der Diagonalreihen nur geringe Schwankungen aufweist. Der Pfau lässt sich ohne weiteres der Reihe der übrigen Arten anschliessen.

Weder bei den Embryonen, noch bei den Küken im Dunenkleid, noch bei den Adulttieren konnte die Grenze zwischen Rückenflur und Rumpfsseitenrain an allen Stellen genau festgelegt werden. In Zweifelsfällen wurden die Abstände zwischen den einzelnen Anlagen als Kriterien genommen. Vergrössert sich z. B. in einer Reihe von 10 Anlagen mit ungefähr gleichem Abstand die Distanz zwischen Anlage 10 und 11 beträchtlich, so wird Nr. 11 zum Rumpfsseitenrain gerechnet.

Bei allen Arten bilden die Diagonalreihen leicht geschwungene Linien, die gut gegeneinander abgesetzt sind, sodass ein Fischgrättemuster entsteht, nur beim Pfau und beim Perlhuhn ändert sich dieser Verlauf in einem begrenzten Abschnitt der Flur. Auf Abbildung 1 ist das hühnertypische Fischgrättemuster im cranialen Teil der Flur deutlich zu erkennen, im caudalen Teil werden die Reihen steiler, sie sind auch nicht mehr durch grössere Zwischenräume gegeneinander abgesetzt, hier treten vielmehr ungefähr senkrecht zur Medianachse stehende *Querreihen* deutlicher hervor.

Eine ähnliche Modifikation der Anordnung zeigt das Perlhuhn im cranialen Abschnitt des untersuchten Bezirks.

Auf Abb. 1 und Abb. 2 wurde der caudale Bezirk der bei der Entfaltung des Rades vom Körper abgespreizten *Radfedern* durch eine durchbrochene Linie (R) abgegrenzt¹. Cranial von dieser Grenze beginnen die Querreihen sich aufzulösen, und die Anlagenanordnung geht allmählich über in das hühnertypische Muster.

Dieser Befund lässt vermuten, dass zwischen der Modifikation der Anlagenanordnung und dem Rad ein Zusammenhang besteht. Wir denken an eine mögliche Beziehung zum Ausbreitungsmechanismus des Rades, an einen Zusammenhang mit der besonderen Ausbildung der Muskulatur.

Dass die Art der Modifikation allgemeinerer Natur ist, zeigt ihr Auftreten beim Perlhuhn.

Wir beobachten diese Modifikation beim männlichen wie beim weiblichen Pfau. Diese Tatsache spricht nicht gegen den Zusammenhang mit dem Rad, da, wie PADOA (1940) durch Kastrationsexperimente zeigen konnte, das *Prachtkleid* bei *Pavo* das *neutrale Artkleid* ist und kastrierte Hennen nach der Operation ebenfalls das Rad schlagen können.

b) *Das Auftreten von Pelzdunen.*

Nicht nur durch die besondere Anlagenverteilung unterscheidet sich die Spinalflur des Pfauen von derjenigen aller untersuchten Hühnervögel, sondern auch durch das Vorkommen von Pelzdunen (Federanlagen der 2. Folge, GERBER, 1939). Dass es sich um solche und nicht etwa um umgewandelte Konturfedern handelt, zeigt der Zeitpunkt ihrer Entstehung: die ersten Anlagen der 2. Folge konnten am 12½. Bruttag festgestellt werden als kleine Höcker, die zwischen die beträchtlich längeren Anlagen (spätes Papillenstadium bis Fadenstadium, GERBER, 1939) der ersten Folge eingestreut waren. Der nächstjüngere Embryo unserer Serie (11. Bebrütungstag) zeigt

¹ Die Bestimmung des Radbezirkes wurde bei Männchen A (ad.) vorgenommen und die Grenze auf den Embryo projiziert. Die geringen individuellen Schwankungen, welchen der Verlauf dieser Grenze unterworfen ist (Verschiebungen um höchstens eine Reihe, vgl. Kap. VI), können in diesem Zusammenhang ohne weiteres vernachlässigt werden.

schon eine grosse Anzahl Konturfederanlagen, aber noch keine solchen der 2. Folge.

In der Literatur wurden diese Pelzdunen bisher vernachlässigt. So erwähnt sie z.B. NITZSCH (1840) gar nicht, nach J. C. H. DE MEIJÈRE (1895) sollen sie bei *Pavo cristatus* fehlen, bei *Pavo muticus* dagegen vorhanden sein.

Es ist anzunehmen, dass de MEIJÈRE nur die craniale Partie der Rückenflur von *Pavo cristatus* untersucht hat, wo allerdings die Dunen fehlen. Er gibt z. B. für die Länge des Afterschaftes der Konturfedern, der im caudalen Teil der Spinalflur fehlt, 20 mm an.

Die Federn der 2. Folge sind bei beiden Geschlechtern vorhanden, ihre Verteilung auf einer Körperseite wurde auf Abb. 2 und 3 wiedergegeben, die Kontrolle der Anordnung bei einem 3. Individuum (weiblich) zeigte dieselben Verhältnisse. Da die beiden Flurhälften spiegelbildlich gleich sind, beschränken wir uns im folgenden auf die Beschreibung einer Hälfte.

Den Abb. 2 und 3 kann entnommen werden, dass sich die Anlagen der 2. Folge im Wesentlichen auf den Radbezirk beschränken, dass sie sich zwischen den cranialen Reihen in geringerer Anzahl finden und am lateralen Rand der Flur fehlen.

Das Auftreten der Dunen steht in klarem funktionellem Zusammenhang mit der Ausbildung des Dunenteils der Konturfeder beim adulten Hahn; die Ausbildung der Dunenfahne sei deshalb im folgenden summarisch beschrieben. Wir beziehen uns dabei auf die Verhältnisse bei Männchen A (ad.), von welchem in Abb. 3 auch die genaue Verteilung der Dunenanlagen wiedergegeben ist. Die 3 andern adulten Hähne unserer Sammlung zeigen prinzipiell dieselben Verhältnisse.

Betrachten wir zunächst den mittleren Teil der Flur von der Längsreihe 15¹ (Medianlinie) bis zur Längsreihe 6 (Abb. 3): Bei allen Federn der caudalsten Querreihen Nr. II-X ist der proximale Schaftabschnitt über eine längere Strecke vollkommen kahl. Um eine Vorstellung der Verhältnisse zu vermitteln, wurde auf der Tabelle II die durchschnittliche Länge des kahlen Schaftabschnittes für jede Querreihe angegeben. Die Federn einer Querreihe zeigen

¹ Auf S. 39 ist eine kurze Beschreibung des Numerierungssystems gegeben.

TABELLE II

a) *Ausbildung des Dunenteils der Konturfedern bei Männchen A (ad.) im mittleren Bezirk der Flur (Längsreihe 15-6).*

Querreihe	Federlänge in mm	Länge des kahlen Schaftes in mm	Durchschnittl. Breite einer Dunenfahne in mm
II	1440	290	—
III	1450	320	—
IV	1430	310	—
V	1300	310	—
VI	1190	320	—
VII	1100	320	—
VIII	1035	290	—
IX	950	280	—
X	870	250	—
XI	780	220	2
XII	695	180	8
XIII	600	150	10
XIV	530	120	11
XV	445	100	13
XVI	350	—	15
XVII	224	—	20
XVIII	150	—	23
XIX	97	—	26

b) *Ausbildung des Dunenteils der Konturfedern bei Männchen A (ad.) im Randbezirk der Flur (Längsreihe 5-1).*

Position der Feder	Federlänge in mm	Länge des kahlen Schaftes in mm	Durchschnittl. Breite einer Dunenfahne in mm
VII 5	1023	21	—
VII 3	669	—	17
VII 1	377	—	28
XI 5	660	13	11
XI 3	421	—	22
XI 1	278	—	26
XV 5	434	—	13
XV 3	289	—	28

in Bezug auf diesen Abschnitt nur geringe Schwankungen. Bei allen Federn weist der kahle Schaft auf beiden Seiten noch Astrudimente auf, die aber selten die Länge eines halben Milli-

meters erreichen. Nur an der Basis des Schaftes zeigen sich einige wenige längere Rami von Dunenstruktur, und anstelle der Afterfeder stehen ein paar pericalamiale Aeste (HEMPEL, 1931), die wir aber hier vernachlässigen können, da sie kaum als Wärmeschutz dienen dürften.

Von der Querreihe XI zu XV wird der kahle Schaftabschnitt allmählich kürzer, gleichzeitig beginnen sich die Astrudimente zu verlängern. Die durchschnittliche Länge dieser Aeste für jede Querreihe ist der Tabelle II zu entnehmen¹. Der Schaftabschnitt mit den rudimentären Aesten kann hier noch deutlich gegen den normal gebildeten distalen Federteil abgegrenzt werden; seine Länge wurde deshalb in der Tabelle II noch in die Kolonne des kahlen Schaftes eingetragen. Bei der Querreihe XVI finden wir im basalen Teil der Federn eine schmale Dunenfahne, die bei Nr. 14 und 12 allmählich in den Konturfederteil übergeht, bei den übrigen Federn der Querreihe (10-6) sich aber noch abgrenzen lässt. Bei der Reihe XVII ist die Dunenfahne breiter, die Abgrenzung lässt sich hier nur noch bei Nr. 7 vornehmen. Bei den Reihen XVIII-XX ist keine klare Abgrenzung mehr möglich, und die Üppigkeit der Dunenfahne nimmt weiter zu.

Bei den lateralen Federn der Längsreihen 5-1 ist die Dunenfahne anders ausgebildet als bei den medianer inserierten Federn der entsprechenden Querreihen. Betrachten wir z. B. die Querreihe VII: Bei Nr. 5 ist der kahle Astabschnitt beträchtlich kürzer als bei den medianen Federn, Nr. 3 zeigt einen gut ausgebildeten, Nr. 1 einen sehr üppigen Dunenteil (Tab. II). Alle Lateralfedern verhalten sich ähnlich: stets zeigt die Feder der Längsreihe 5 oder 4 einen beträchtlich kürzeren kahlen Schaftabschnitt (bei den Reihen II-X) oder wesentlich stärkere Ausbildung des Dunenteils als die mittleren Federn der Reihe (bei den Reihen XI-XIX), und gegen den Rand der Flur nimmt die Üppigkeit des Dunenteils überall zu (vgl. Querreihen XI, XV, Tab. II).

Pelzdunen finden sich also zwischen Federn, welche beim adulten Hahn nur einen rudimentären Dunenteil aufweisen, sie gewährleisten den Wärmeschutz, der von den Kon-

¹ Zur Ermittlung der Durchschnittswerte wurde die Länge der Aeste bei allen Federn auf beiden Fahnen ca. 2 cm oberhalb des Federnabels gemessen, wo die Dunenfahne eine mittlere Breite zeigt.

turfedern nicht geleistet werden kann. Sie bilden auch tatsächlich beim adulten Hahn einen dichten Pelz, der während der Mauser oft deutlich sichtbar wird.

Den Angaben in Tabelle II kann entnommen werden, dass nur die längsten Radfedern den kahlen Schaft ausbilden (vgl. Abbildung 38). Bei diesen Federn erreicht der Schaft in seinem proximalen Abschnitt eine ausserordentliche Dicke. Das Fehlen der Aeste kann als Konsequenz dieser enormen Ausbildung des Schaftes aufgefasst werden; denn es ist denkbar, dass alles Bildungsmaterial zur Herstellung des Schaftes aufgebraucht wird. Der verdickte Schaft ist ohne Zweifel eine mit dem Rad in Zusammenhang stehende Spezialisierung: er stützt die Federn beim Radschlagen. Somit können wir auch das Fehlen der Aeste und das Auftreten der Pelzdunen als weitere mit dem Rad zusammenhängende Sonderbildungen werten.

Pelzdunen konnten auch bei Weibchen festgestellt werden, obwohl bei diesen der Dunenteil aller Konturfedern gut ausgebildet ist. Da sich unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf das Muster der Federn richtete, konnten keine weiteren Untersuchungen an Dunen vorgenommen werden. Es wäre also noch festzustellen, ob die Pelzdunen beim Weibchen gleich ausgebildet sind wie beim Männchen, oder ob auch die Anlagen der zweiten wie diejenigen der ersten Folge durch das Geschlechtshormon beeinflusst werden.

2. ENTSTEHUNGSORDNUNG DER EMBRYONALEN ANLAGEN IM CAUDALEN TEIL DER RÜCKENFLUR.

Auf Abb. 2 wurden diejenigen Anlagen der 1. Folge, die beim jüngsten Embryo unserer Sammlung (8. Bruttag) in dem im folgenden Teil der Arbeit berücksichtigten Bezirk (Abgrenzung dieses Bezirkes auf S. 39) schon festgestellt werden konnten, durch 3 verschiedene Signaturen besonders gekennzeichnet. Nach ihrer Grösse wurden diese Anlagen in 3 Kategorien eingeteilt: die längsten Papillen werden durch schwarz ausgefüllte Kreise repräsentiert, weniger lange wurden schraffiert und die nur undeutlich sichtbaren mit einem Diagonalstrich versehen.

Diese Bezeichnungen sollen einen groben Überblick über die zeitliche Entstehungsordnung der embryonalen Anlagen verschaffen, da die Länge der Anlage in diesem Stadium noch als Mass

für den Zeitpunkt ihrer Entstehung gelten darf. Es zeigt die Anordnung auf Abb. 2, dass, gleich wie bei den von HOLMES (1935) und GERBER (1939) untersuchten Haushühnern, die erste Anlagenreihe auf der Medianlinie des Rückens entsteht und dass

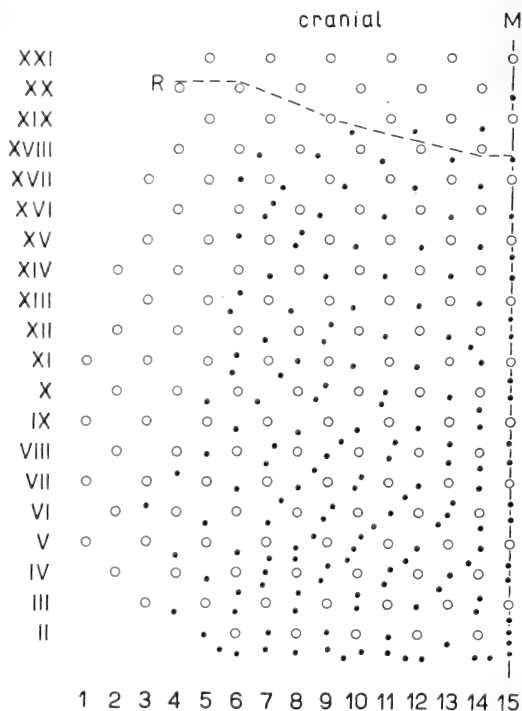


ABB. 3.

Anordnung der Anlagen der 1. und 2. Folge bei Männchen A (ad.) in der linken Hälfte der untern Rückenflur, schematisch.

R: Grenze des Radbezirks, M: Medianlinie.

II—XXI Nummern der Querreihen, 1—15 Nummern der Längsreihen.

Kreise: Anlagen der 1. Folge.

Schwarze Punkte: Anlagen der 2. Folge.

sich von diesem Zentrum aus in caudaler und lateraler Richtung sukzessive weitere Anlagen bilden. Die älteren Pfauenembryonen vom $9\frac{1}{2}$. und $12\frac{1}{2}$. Brutttag zeigen, dass sich später, wie beim Huhn, die Anlagen weiter zentrifugal ausbreiten, bis der Flurabschnitt ganz besetzt ist.

In unserem Zusammenhang wesentlich ist die Tatsache, dass bei allen Querreihen von der Medianposition auf beide Seiten

zentrifugale Ausbreitung stattfindet, da diese medio-laterale Ausbreitungsrichtung, wie HOLMES (1935) erstmals gezeigt hat, mit der Ausgestaltung der adulten Feder in Zusammenhang steht (vgl. Kap. VI, S. 94).

3. ABGRENZUNG DES IM FOLGENDEN TEIL DER ARBEIT
BERÜCKSICHTIGTEN BEZIRKS DER UNTERN RÜCKENFLUR.
ZUR KENNZEICHNUNG DER INDIVIDUELLEN ANLAGEN
ANGEWANDTES NUMERIERUNGSSYSTEM.

Im folgenden soll die Anlagenanordnung stets schematisch dargestellt werden wie auf Abbildung 3; dabei werden Längs- und Querreihen folgendermassen numeriert: Die auf der Medianlinie liegende Längsreihe wird als Nr. 15 bezeichnet, die nächstfolgende ist Nr. 14 u. s. f. bis zur lateralsten Reihe Nr. 1. Die entsprechenden Längsreihen beider Körperseiten werden gleich numeriert, die Zugehörigkeit der einzelnen Federn zu einer bestimmten Körperseite wird durch r. bzw. l. angegeben. Die caudalste Querreihe deren mittlere Anlage auf der Medianlinie liegt ist Nr. III, caudal von Nr. III folgt Nr. II, dann I, letztere kann auch fehlen. In cranialer Richtung fortschreitend bezeichnen wir die Querreihen nach der aufsteigenden Zahlenreihe bis zu Nr. XXI, die die craniale Grenze des Flurabschnitts darstellt, mit dem wir uns im folgenden beschäftigen wollen. Die Längsreihen werden stets mit arabischen, die Querreihen mit römischen Ziffern bezeichnet; bei der individuellen Kennzeichnung einer Feder wird stets die Zahl der Querreihe vorangestellt.

II. BESCHREIBUNG DER FEDERMUSTER DES ADULTEN
PFAUENHAHNS.

Wir beschränken uns im folgenden auf die Beschreibung des distalen Federteils, der das Farbmuster trägt. Das Muster besteht aus Schillerfarben, die je nach dem Einfallswinkel des Lichtes mehr oder weniger wechseln. Da es uns hier lediglich darum geht, die einzelnen Farbbezirke auseinanderzuhalten, wird für jedes Musterelement diejenige Farbqualität angegeben, welche sich bei diffuser Beleuchtung zeigt.

Bei einer vollständigen Augenfeder, Nr. XVI/12 (Abb. 4, 46), lassen sich 3 Musterelemente deutlich unterscheiden. Vom Zentrum nach aussen zeigen sich:

1. ein nierenförmiges marineblaues Feld mit sammetschwarzem Saum (A u g e n f e l d I),
2. ein breitovales türkisfarbenes Feld (A u g e n f e l d II),
3. ein eiförmiges braunes Feld (A u g e n f e l d III).

Um das braune Feld zieht sich ein grüngoldener Randstreifen, der gegen aussen nicht scharf abgegrenzt ist (R a n d s t r e i f e n 1). Auf der Distalseite des Musters folgt auf den Randstreifen 1 ein halbmondförmiger violetter (R a n d s t r e i f e n 2), welcher ebenfalls gegen den nächstäusseren dunkelgrünen R a n d s t r e i f e n 3 nicht klar abgegrenzt werden kann. Dieser lässt sich um das ganze Auge herum verfolgen; im proximalen Drittel wird er allerdings undeutlich; die Äste beginnen hier auch schon auseinanderzuweichen. Distal folgt auf ihn noch ein etwas heller getönter gründgoldner R a n d s t r e i f e n 4, der proximal nicht mehr festzustellen ist. Er geht allmählich in die dunkler grün-goldene l o c k e r e R a n d z o n e der Feder über, in welcher Äste und Strahlen sich nicht mehr zu einer kompakten Fläche zusammenschliessen.

In dieser lockeren Randzone finden wir überall auf den lateralen Ästen verstreut kleine Lücken, die wie „F r a s s p u r e n“ aussehen. Sie fehlen den mittleren Ästen; diese sind dagegen etwas kürzer und tragen kleinere Strahlen. Die Spitzen der verkürzten Äste zeigen eine besondere Ausbildung. Bei der normalen Astspitze stehen die apicalsten Strahlen stets annähernd parallel zum Ast, und jedes der nun proximal anschliessenden Strahlenpaare bildet einen etwas grösseren Winkel zu ihm, bis der normale Abgangswinkel der Strahlen erreicht ist; dieser wird — wenigstens über eine gewisse Strecke — beibehalten. Die verkürzten Äste dagegen zeigen zwischen den Stellungen der apicalsten und der proximal daran anschliessenden Radien keinen Unterschied; es entsteht der Eindruck, die Astspitzen seien abgebrochen. Die Strahlen an den Astlücken sind nur unvollständig ausgebildet. Wo die Lücken schwach ausgeprägt sind, legen sich die noch ziemlich vollständig entwickelten Strahlen parallel an den Ast an. Ausgeprägtere Lücken

dagegen zeigen rudimentäre Ausbildung und Ausfall einzelner Strahlen. Seltener kommt vollständiger Radienschwund und eine leichte Degeneration des Ramus vor.

Proximal von der kompakten Fahne nehmen die Abstände zwischen den Insertionsstellen der Äste zu. An der Basis fehlen diesen Ästen die Bogenradien (Abb. 28).

Der ganze distale Konturfederteil zeigt Schillerstruktur, ausgenommen der distale Randbereich des Augenfeldes I, welcher samtartig wirkt und dadurch das Auge plastisch erscheinen lässt. Auch dieser Randbereich ist mit schillernden Strahlen besetzt, die aber ihre Schmalseite gegen den Beschauer richten.

Nach den Untersuchungen von ELSÄESSER 1925 handelt es sich bei den Schillerfarben um Farben dünner Blättchen. Als Erzeuger der Interferenzfarbe wurde seit Elsässer fälschlich eine dünne, an der Oberfläche der schillernden Strahlen liegende, farblose Hornschicht angesehen. Zwar wurde oft hervorgehoben, dass unter der oberflächlichen Hornschicht der Schillerradien eine besonders starke Melaninunterlage liegt, doch diese starke Pigmentierung erfuhr erst durch SCHMIDT (1952 und früher) eine befriedigende physikalische Deutung. Der Autor weist darauf hin, dass nicht das Oberflächenhäutchen, sondern das Melanin die Dünnblattfarben erzeugt; er zeigt, dass es in den schillernden Federteilen in der Form von sehr dünnen Blättchen oder Stäbchen vorkommt, die sich mosaikartig zu einer einschichtigen spiegelnden Fläche zusammenfügen.

Die Radien schillernder Federn sind stets verbreitert, abgeplattet und um 90° gedreht, sodass sie dem Beschauer ihre Breitseite zuwenden (ELSÄESSER 1925 und RENSCH 1925).

Von den untersuchten Arten zeigt der Pfau die intensivste Ausbildung der Schillerstruktur. Während bei allen übrigen Arten nur ein Abschnitt des Radius modifiziert ist (Distal- oder Basalmodifikation), kommt bei ihm eine totale Umbildung des Radius vor (Totalmodifikation). Vielfach modifiziert er auch noch die Bogenradien, selbst in Bezirken, in welchen sie durch die Hakenradien vollständig überdeckt sind, während die übrigen Arten (ausgenommen die Kolibris) nur die Hakenradien umbilden.

Bei keinem der vorliegenden Federtypen, weder beim Grundtypus noch bei seinen Modifikationen, kommt Drehung der Bogenradien im proximalen Teil der Feder vor.

Der Vollständigkeit halber sei hier noch angeführt, dass im proximalen Teil der Feder die Schillerstruktur an der Basis der Äste fehlt. In diesen Partien zeigt sich hellbraune bis weisse Färbung. Diese Struktur ist stets von Nachbarfedern bedeckt; sichtbar sind nur die schillernden Partien.

2. MODIFIKATION A (AUGENFEDER MIT BRUCHSTELLE).

Betrachten wir nun die caudal von Nr. XVI/12 inserierten, an Grösse zunehmenden Federn¹ Nr. XII/14, XI/15 und VII/15. (Abb. 5, 11, 6, 47—49.)

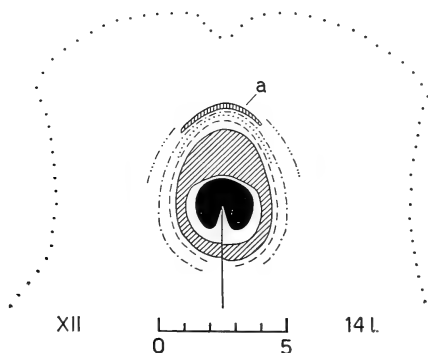


ABB. 5. — ♂ A. (ad.)

Legende auf S. 40.

Wir beobachten bei XII/14 (Abb. 5, 47) distal, im Bereich des Randstreifens 4, an der Grenze zwischen kompaktem und lockerem Fahnenteil, eine schmale Zone, in welcher die Aeste stark verdünnt erscheinen; sie soll im folgenden als *Bruchstelle* bezeichnet werden. Die Einbuchtung in der Kontur, hervorgerufen durch Verkürzung der distalen Aeste, erscheint hier ebenfalls verstärkt. Auch hier zeigen die verkürzten Aeste dieselbe Ausbildung der Spitzen wie beim Grundtypus, und ihre Strahlen sind im Bereich der lockeren Randzone ebenfalls kleiner als diejenigen der übrigen Aeste.

Frasspuren kommen bei allen Federn dieser Modifikation nur noch vereinzelt vor.

¹ Ihre Länge ist der Abb. 38 zu entnehmen.

Abb. 6—10. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

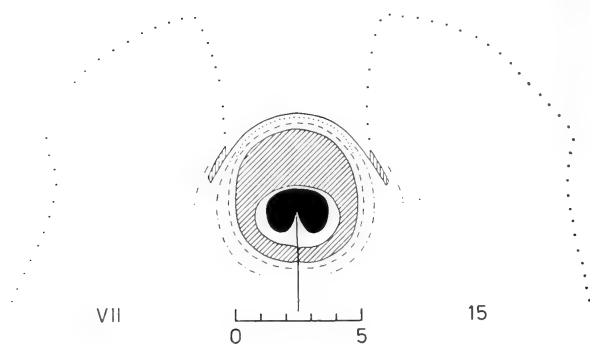


Abb. 6.

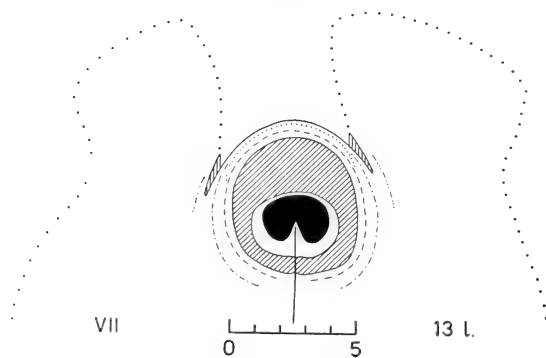


Abb. 7.

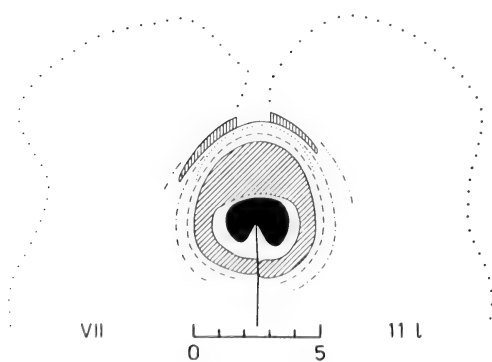


Abb. 8.

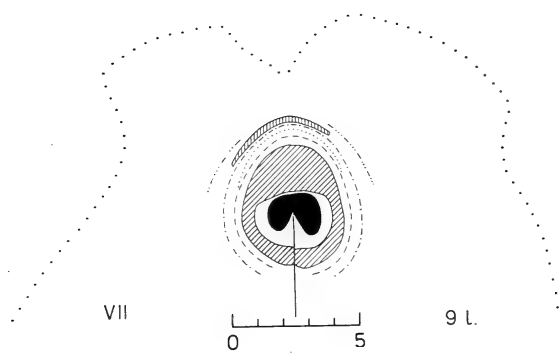


Abb. 9.

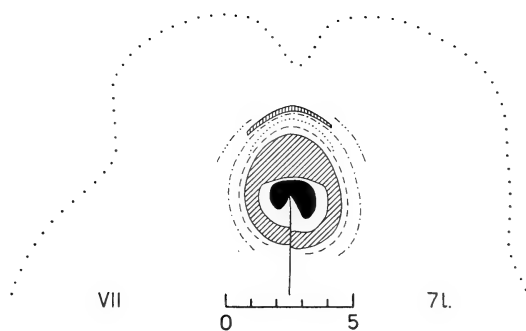


Abb. 10.

Abb. 11—15. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

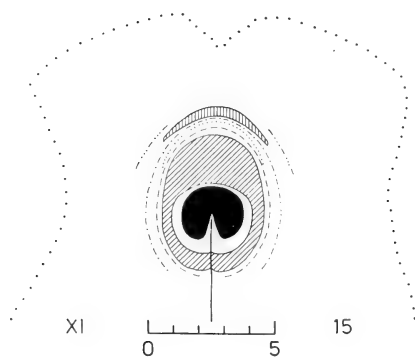


Abb. 11.

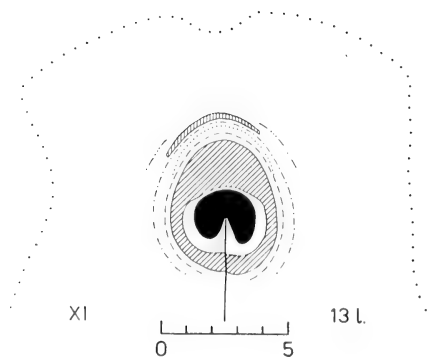


Abb. 12.

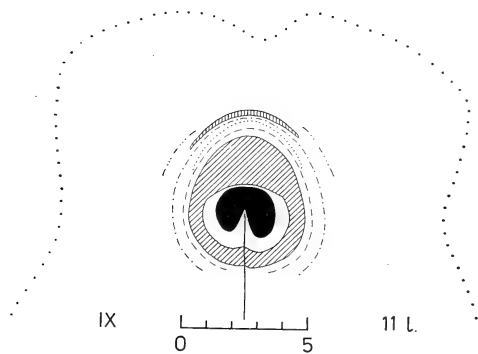


ABB. 13.

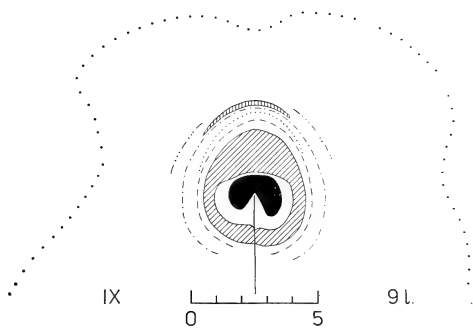


ABB. 14.

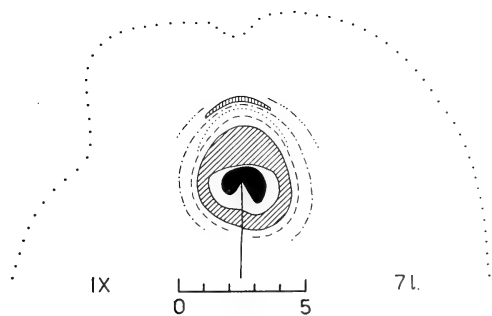


ABB. 15.

Nr. XI/15 (Abb. 11, 48) zeigt Bruchstelle, Verdünnung und Verkürzung der distalen Aeste stärker ausgeprägt.

Bei Nr. VII/15 (Abb. 6, 49) fehlen den distalsten Aesten die Fortsetzungen über der Bruchstelle. Abbildung 60 zeigt, dass es sich nicht um eine mechanische Abnutzung handelt. Diese Federspitze wurde am wachsenden Keim an der Grenze des lebendigen Gewebes abgeschnitten, als erst die äussersten Spitzen der längsten Aeste aus der vertrockneten Scheide herausragten. Der untere Teil der trockenen Scheide wurde erst nachträglich losgelöst, das Auge freigemacht und so das Fehlen der Fortsetzungen über der Bruchstelle festgestellt bevor ein Abnutzen möglich war.

Unter der Binocularlupe zeigt sich an der Bruchstelle dieselbe rudimentäre Ausbildung der Radien wie bei den Frassspuren. Hier geht die Degeneration aber weiter: der Ast wird ebenfalls reduziert bis zum vollständigen Entwicklungsunterbruch, sodass eventuell noch gebildete distale Fortsetzungen der Aeste von den zugehörigen Basalstücken abfallen mussten (vgl. S. 74). Bei schwacher Ausprägung der Bruchstelle zeigt sich deutlich, dass die Hakenstrahlen stärker von der Degeneration erfasst sind als die Bogenstrahlen. Dasselbe gilt für die Hakenradien im Bereich der Frassspuren. An den proximalsten, noch die Bruchstelle aufweisenden Aesten erscheinen auch beim Übergang zu den normalen Verhältnissen immer zuerst die Bogenstrahlen wieder.

FRANK (1939) hat bei fast allen Vertretern der Anseres und bei manchen andern Vogelarten einen ähnlichen Radienschwund beobachtet, welcher aber stets an den distalen Enden der Aeste lokalisiert ist. Auch in diesen Fällen fehlen die Hakenradien über eine grössere Strecke des Astes als die Bogenradien. Radienschwund steht bei den von Frank untersuchten Beispielen in klarem Zusammenhang mit der Färbung des Gefieders. Wir werden später (Kap. VII) sehen, dass ihm auch beim Pfau eine besondere optische Bedeutung zukommt.

Bei Modifikation A fehlen, wie beim Grundtypus, an einer Reihe von Aesten die proximalen Bogenradien (Abb. 29, 30, vgl. Abb. 28).

Die Bruchstelle bildet sich bei Nr. XII/14 im Randstreifen 4. Mit fortschreitender Ausprägung rückt sie im Farbmuster proximal-

wärts vor und schneidet gleichsam den distalen Teil des dritten und einen Teil des zweiten Randstreifens ab. Ein schmaler äusserster Saum behält stets die Farbe des vierten Randstreifens bei.

3. MODIFIKATION B (GOLDSCHUPPENFEDER).

Gehen wir vom Follikel XVI/12 in cranialer Richtung weiter, so finden wir eine zweite Modifikation des Grundmusters bei Nr. XVII/15, XVIII/14, XIX/15 (Abb. 16, 51, 52, 53). Der dunkel-

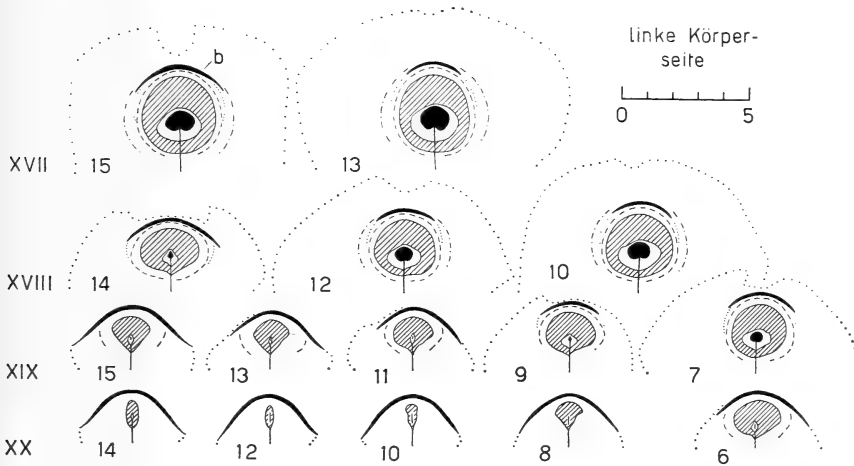


ABB. 16. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

grüne Randstreifen 3 erfährt zunächst distal über eine kleine Strecke eine scheinbare Aenderung der Farbe: er wirkt samt-schwarz. Verbunden mit fortschreitender Ausbildung dieses S a m - t r a n d e s werden die distal davon liegenden Astabschnitte zunehmend kürzer und schmaler; bei Nr. XIX/15 bildet er praktisch den äusseren Abschluss der Feder. Ein ganz schmaler schillernder Saum ist noch festzustellen; er fehlt bei XXI/15 den distalsten Aesten, bei den cranialer inserierten Federn verschwindet er ganz.

Wie bei den oben beschriebenen Federtypen fehlen auch hier bei Nr. XVII/15 und XVIII/14 den verkürzten Aesten, welche die distale Einbuchtung bilden, die Spitzen. Auch in den Fällen, in welchen der Samtrand als Federabschluss auftritt, stehen die apicalsten Samtstrahlen unter demselben Winkel zum Schaft wie

die proximal anschliessenden. Meist setzt sich hier der Ast noch ein kurzes Stück über das distalste Strahlenpaar fort.

Auch hier wird der Samteffekt, wie beim Samtrand des ersten Augenfeldes, durch *schillernde* Radien erzeugt, welche dem Beschauer die Schmalseite zuwenden. Verstärkt wird er noch durch Aufbiegen des gesamten Radius gegen den Beschauer.

RENSCH (1923) fand die Samtfedern mancher Paradiesvögel ebenfalls durch schillernde, ungedrehte Radien gebildet. Er spricht die Vermutung aus, dass die „ausserordentlich enge Stellung der Radien, wie auch die eigenartigen, langen, die samtartige Wirkung hervorrufenden Zähne der einzelnen Radiuszellen“ eine Drehung derselben verhindern. Da beim Pfau im Bereich des Samtrandes weder die Abstände zwischen den Radien kleiner sind als in den schillernden Bezirken, noch zahnartige Fortsetzungen vorkommen, kann diese mechanische Erklärung hier nicht gelten.

Bei Nr. XVII/15 und XVIII/14 folgt distal auf den schwarzen Randstreifen ein Bezirk mit der Tendenz, die Strahlen parallel zum Ast zu legen, wie dies an den Frasspuren und an der Bruchstelle zu beobachten ist. Bei der Modifikation B sind die Strahlen aber stets vollständig ausgebildet.

Auch diese Modifikation weist sehr wenige Frasspuren auf.

Wie beim Grundtypus und der Modifikation A fehlen den proximalen Aesten von Nr. XVII/15 die basalen Bogenradien (Abb. 31, vgl. mit Abb. 28-30); bei XVIII/14 und XIX/15 sind sie überall vorhanden.

Der vierte Randstreifen ist bei diesem Typus nur noch als schwacher Schimmer zu erkennen und wird hier nicht mehr berücksichtigt.

Der Samtrand bildet sich bei Feder Nr. XVII/15 im dunkelgrünen Randstreifen 3, unmittelbar proximal anschliessend an den Ort der Bruchstelle (Randstreifen 4). Bei der Feder Nr. XV/15 von Männchen B (ad.), welche sowohl Samtrand als auch Bruchstelle erkennen lässt, stimmt der distale Rand des Samtstreifens mit dem proximalen der Bruchstelle überein. Mit fortschreitender Ausbildung rückt der Samtrand in gleicher Weise wie die Bruchstelle im Farbmuster in proximaler Richtung vor und schneidet den violetten Randstreifen 2 allmählich vollständig ab. Der Randstreifen 4 bleibt stets erhalten. Am Ende der Reihe bildet der distale Rand des Samtstreifens den Abschluss der Feder, wie bei

der Modifikation A der entsprechende proximale Rand der Bruchstelle. Gleichzeitig verarmt das eigentliche Augenmuster: zuerst fällt das innerste Feld aus, dann wird das zweite bis auf einen Schaftstrich reduziert.

4. MODIFIKATION D (HALBMONDFEDER).

Im caudal auf Nr. VII/15 folgenden Follikel wird eine von der Grundform stark abweichende Feder gebildet (Abb. 59). Ihre distalsten Äste sind einer konkaven Linie entlang verkürzt. Es handelt sich auch hier nicht um eine mechanische Abnutzung. Bei wachsenden Federn konnten mehrmals solche Federspitzen aus der vertrockneten Scheide herausgeschält und ihre endgültige Halbmondform festgestellt werden. Die Spitze der verkürzten Äste wirkt auch hier abgebrochen, da der Winkel, den die distalsten Radian zum Ramus bilden, gegenüber demjenigen der proximal anschliessenden Strahlen unverändert ist und dazu noch — wie bei den Goldschuppenfeldern — der Ramus über das distalste Strahlenpaar hinausragt. Distal bricht der Ramus ohne Verdünnung ab, eine Ausbildung, die nicht erlaubt, an die Möglichkeit des Abschnürens von distalen Astfortsetzungen zu denken. Die etwas längeren Äste, die überleiten zu den Hörnern des Halbmondes, sind an ihren distalen Enden nur mit Bogenradien besetzt.

Auf den Ästen, welche die Hörner des Halbmondes bilden, können vereinzelt Frassspuren festgestellt werden. In ihren basalen Abschnitten fehlen diesen Ästen über eine grössere Strecke die Bogenradien (Abb. 34); dadurch entsteht eine „Lichtung“ in der kompakten Federfläche.

Unterhalb des Halbmondes vergrössern sich die Abstände zwischen den Insertionsstellen der Äste beträchtlich und werden dann proximal wieder kleiner. Diese in den grossen Abständen inserierten Äste sind ausserordentlich lang. Sie reichen bis zur Spitze der Hörner des Halbmondes (Abb. 34, 59).

Die Halbmondfedern tragen kein Augenmuster; sie schillern gleichmässig braun-golden bis grün-golden, ausgenommen ein mattschwarzes Querband, das nicht scharf abgegrenzt werden kann und in Form und Grösse variiert.

Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Federtypen, bei welchen im allgemeinen Haken- und Bogenradien mehr oder

ABB. 17—23. — ♂ A (ad.).
Legende auf S. 40.

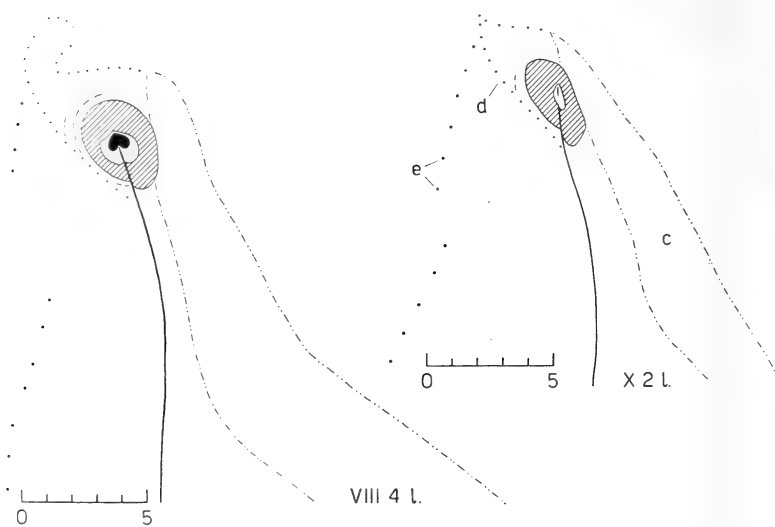


ABB. 18.

ABB. 17.

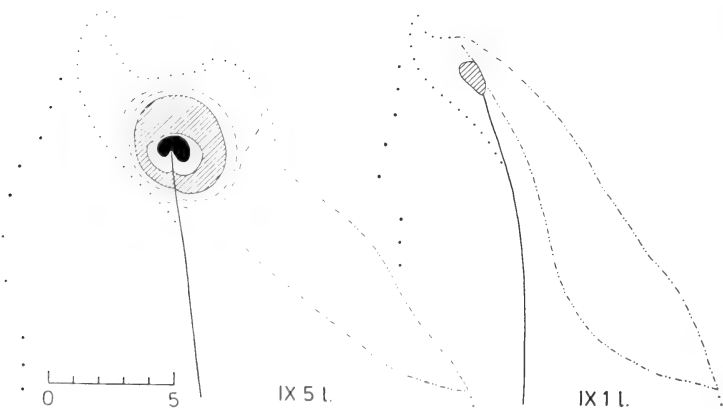


ABB. 19.

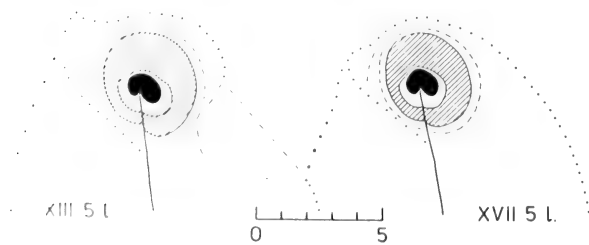


ABB. 20.

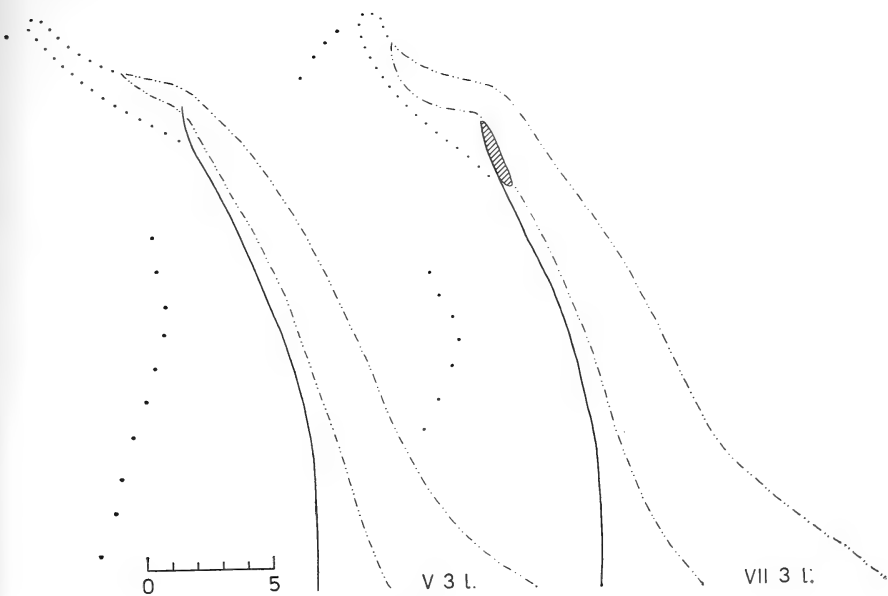


ABB. 21.

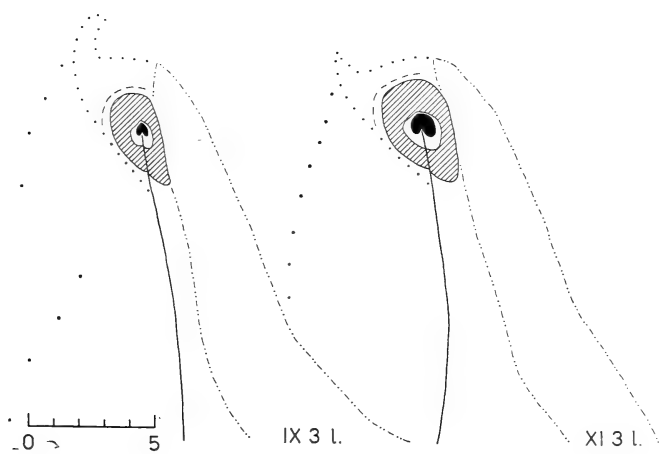


ABB. 22.

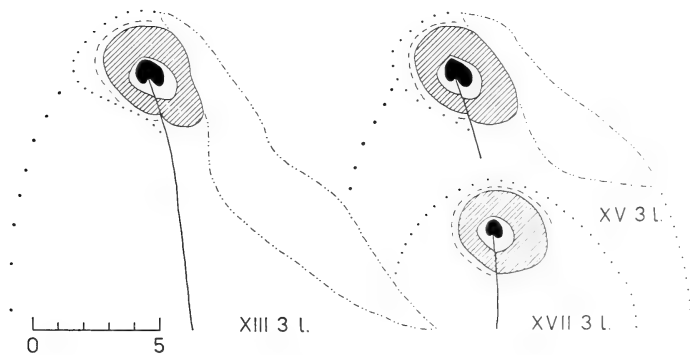


ABB. 23.

weniger gleichmässig zur Schillerstruktur umgebildet sind, zeigt sich hier ein deutlicher Unterschied zwischen den beiden Strahlentypen. Die Hakenstrahlen allein bewirken das Schillern der Feder. Von der Breitseite betrachtete Bogenradien schillern nur schwach in einem metallischen, schwärzlich-goldenen Ton. Weil ihnen überall, ausser an den Astenden, die Drehung um 90° fehlt, erscheinen sie schwarz. Ähnlich verhält es sich mit den Hakenradien im Bereich des schwarzen Flecks; zudem unterscheiden sie sich auch in ihrer Form von den übrigen Hakenradien der Halbmondfeder durch grössere Anzahl der Häkchen und Ausbildung eines Penulums.

5. MODIFIKATION C (LATERALFEDER).

Eine vierte Modifikation des Grundtypus zeigen die lateral inserierten Federn Nr. XIII/5, XI/3, X/2, V/3 (Abb. 20, 22, 17, 21, 55, 56, 57, 58). Zunächst fällt auf, dass die beiden Fahnenhälften in stärkerer Masse als bei den bisher beschriebenen Typen asymmetrisch ausgebildet sind. Wir beschreiben sie deshalb gesondert.

1. Der *Medianfahne* fehlt bei allen unseren Beispielen die lockere Randzone bis auf eine laterale Spitze, die, wie wir später sehen werden, auch noch wegfallen kann. Die Äste dieser lateralen Spitze sowie diejenigen der kompakten Fahne sind bei XIII/5 und XI/3 in ihrem distalen Abschnitt dünn und brüchig (Abb. 55, 56). Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Strahlen erstens verkleinert sind und zweitens nicht in der üblichen Weise beidseitig vom Ast abstehen, sondern gegen den Beschauer hin aufgeklappt sind, sodass sich die Spitzen der Haken- und Bogenradien berühren. Allen diesen dünnen Ästen fehlt, wie den verkürzten Ästen der bisher betrachteten Typen, die typische Spitzenbildung; bei Betrachtung unter der Binocularlupe entsteht auch hier der Eindruck, die Astspitzen seien abgebrochen. Die Verdünnung erstreckt sich von den Astspitzen bis in den Bereich des 1. Randstreifens.

Bei X/2 (Abb. 57) ist diese Erscheinung etwas weniger deutlich ausgeprägt: die Enden der Äste der kompakten Fahne zeigen die aufgeklappten Strahlen noch, bei den Ästen der lateralen Spitze stehen sie in der normalen Weise beidseitig vom Ast ab, sind aber immer noch beträchtlich kleiner als die Strahlen im proximalen

Teil dieser Äste. Bei allen verkürzten Ästen wirkt die Spitze abgebrochen.

Nr. V/3 (Abb. 58) zeigt weder an der lateralen Spitze noch an den verkürzten Ästen die Strahlen in dieser Weise verkleinert oder aufgeklappt. Schon von blossen Auge ist aber zu erkennen, dass den verkürzten Ästen die Ausbildung der Spitze fehlt.

Die Medianfahne dieser Feder besitzt verschiedene Ähnlichkeiten mit der Modifikation D. Zuerst fällt die Ähnlichkeit der Form auf; ferner tragen die Äste von V/3 dieselben Bogenradien in derselben ungedrehten Stellung wie diejenigen des Halbmondtypus (vgl. S. 54), ausgenommen die distalsten Äste, die beidseits die Fransenrandstrahlen ausweisen (Abb. 21, vgl. S. 56). Auch sind die proximal von der kompakten Fahne inserierten Äste ausserordentlich lang; sie reichen, wie beim Halbmond, bis zur Spitze des lateralen Hornes.

Bei allen vier Beispielen der Modifikation C sind proximal von der kompakten Fahne die Äste in relativ grossen Abständen am Schaft inseriert; sie tragen kleinere Strahlen als die entsprechenden Äste der übrigen Typen; zudem fehlen ihnen die Bogenradien in einem grossen Bezirk (Abb. 35, vgl. mit Abb. 28—33). Alle diese Faktoren bewirken, dass bei der Modifikation C auf der Medianfahne erstens der kompakte Teil gegenüber dem proximal anschliessenden lockeren Teil schärfer abgegrenzt erscheint als bei Grundtypus, Modifikation A und B, und dass zweitens der lockere Teil gleichsam weniger substantiell wirkt als bei den bisher beschriebenen Typen (vgl. Abb. 55—58 mit Abb. 46—54).

Es wurde deshalb auf den Zeichnungen dieses Typus die proximale Grenze der kompakten Fahnenfläche als punktierte Linie angegeben. Ferner repräsentiert bei Modifikation C jeder der proximal von der Grenze der kompakten Fahnenfläche stehenden grösseren Punkte die Spitze eines Astes. So können die Abstände zwischen diesen Punkten als Mass für die Abstände zwischen den einzelnen Ästen dienen. Eine Ausnahme bildet XVII/3 (Abb. 23): kompakter und lockerer Fahnenteil können hier nicht scharf getrennt werden, es wurde deshalb keine Grenzlinie angegeben, auch stehen die Punkte bei dieser Feder nicht für die einzelnen Astspitzen, sondern geben, wie bei allen andern Typen, nur allgemein den Federumriss an.

Frassspuren treten bei allen diesen Federn auf, bei XIII/5, XI/3 und X/2 auf der Distalseite des Musters bis ins braune Augenfeld hinein (Abb. 55—57).

In gleicher Weise wie bei den Goldschuppenfedern fallen von XIII/5 zu V/3 die Augenfelder von innen nach aussen aus, nur dass hier alle Felder verschwinden (Abb. 20, 22, 17, 21). Bei XIII/5 sind auf der Distalseite des Musters die Randstreifen bis auf den ersten verschwunden, die Äste, welche die laterale Spitze bilden, zeigen noch Reste des zweiten und dritten; sie verschwinden bei XI/3, X/2, V/3 ganz. Gleich wie bei Modifikation B ist der 4. Randstreifen hier nur noch als Schimmer erkennbar. Wir werden ihn auch hier nicht weiter berücksichtigen.

Die Medianfahne von V/3 zeigt dieselbe Farbe wie die Modifikation D, ausgenommen der Fransenrandbezirk, der intensiv grün schillert.

2. Auf der *Lateralfahne* fehlt bei unseren Beispielen die lockere Randzone vollständig, wir werden später sehen, dass sie in einzelnen Fällen noch schwach ausgebildet sein kann. Die distalsten Äste zeigen bei XIII/5 und XI/3 (Abb. 55, 56) an ihren Enden auch die aufgeklappten Strahlen wie die Äste der Medianfahne, ebenso fehlt ihnen die Ausbildung der Spitze. Bei XI/3 schliesst sich eine grosse Anzahl von Ästen zur kompakten Fahnenfläche zusammen. Auf ihrer distalen Hälfte tragen sie beidseitig verlängerte, intensiv grünschillernde Strahlen. Die mit diesen Strahlen besetzte Fläche fällt als besonderes Musterelement auf; wir bezeichnen sie deshalb als *Fransenrand*. Der Einfachheit halber sollen im folgenden auch lockere Fahnenabschnitte, welche die typischen verlängerten Strahlen aufweisen, als Fransenrand bezeichnet werden; einen solchen sprechen wir z. B. auch Nr. XIII/5 zu (vgl. Abb. 55 mit Abb. 20). Von XIII/5 zu V/3 schliesst sich eine zunehmende Anzahl von Ästen zur kompakten Fahnenfläche zusammen, die gleichzeitig immer schmäler wird (Abb. 56, 57, 58). Damit dehnt sich auch der Fransenrand in distaler und proximaler Richtung aus, bis er, wie V/3 zeigt, auch die distalsten Äste der medianen Fahne erfasst.

Im Bereich des Fransenrandes zeigen sich grosse Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Astspitzen: oft setzt sich der Ast über die distalsten Strahlen fort, oft ist er an der Spitze nur noch einseitig mit Strahlen besetzt, oft ist er am Apex gespalten. Auch hier scheinen die Astspitzen „abgebrochen“.

Der Fransenrand ist stets von einer grossen Zahl von Frasspuren durchsetzt; diese vermehren sich bei vergrössertem Fransenrand.

Wie in der Medianfahne sind Frasspuren auch in der Lateralfahne auf der Distalseite vorhanden und rücken dort bis ins braune Augenfeld vor (Abb. 55—57).

Von den Randstreifen ist auf der Lateralfahne höchstens der erste erkennbar, von XIII/5 zu V/3 werden dieser und das braune Augenfeld durch den Fransenrand mehr und mehr verdrängt. Gleichzeitig verschwinden auch die innern Augenfelder nacheinander von innen nach aussen, sodass zuletzt auf der schmalen kompakten Fläche nur noch der Fransenrand übrigbleibt.

Die proximalen Äste der Lateralfahne zeigen Ausfall der Bogenradien in einem grossen Bezirk (Abb. 35, vgl. mit Abb. 28—33), in dem auch die Hakenradien sehr klein sind. Dadurch wirkt dieser Bezirk viel weniger kompakt als der Fransenrand (am deutlichsten auf Abb. 58).

Bei allen Federn des Bezirkes C, welche noch das Auge tragen, kann der 1. Randstreifen auf der Distalseite des Musters zwar noch deutlich erkannt werden, auf Distanz tritt er aber infolge der oben beschriebenen Verdünnung der Äste kaum in Erscheinung. Auch wirkt der distale Rand des braunen Augenfeldes nicht so scharf gezeichnet wie bei den übrigen ocellenträgenden Typen, da durch die bis ins braune Augenfeld vordringenden Frasspuren die Struktur stark aufgelockert wird.

Ferner muss noch erwähnt werden, dass der Fransenrand gegen den angrenzenden Musterteil (braunes Augenfeld, 1. Randstreifen, Grundfarbe) nicht scharf abgegrenzt ist, zum einen deshalb, weil in seiner Grenzzone die Äste auf der einen Seite Fransenrandstrahlen, auf der anderen dagegen solche von der Farbe des angrenzenden Musterelementes tragen können, zum andern weil zwischen den verschiedenen Strahlentypen der aneinandergrenzenden Musterelemente Übergangsformen vorkommen.

Auch sind bei stark verarmtem Muster (z. B. IX/3, IX/1, X/2, Abb. 22, 19, 17 etc.) die Grenzen zwischen den einzelnen Augenfeldern abgeschwächt dadurch, dass an den Übergangsstellen distale und proximale Radien eines Astes verschieden gefärbt sein, und auch Spitze und Basis eines Strahles verschiedene Farbe tragen können.

In diesen Mischregionen tritt je nach dem Einfallswinkel des Lichtes die eine oder andere Farbe stärker hervor.

Auch bei den stark verarmten Federn der Modifikation B sind die Grenzen der Augenfelder ähnlich verwischt.

TABELLE III

Signaturen der verschiedenen Federtypen des adulten Hahnes.

- ⊙ Grundtypus (vgl. Nr. XVI/12, Abb. 4, 46).

Modifikation A.

- ⊙ a) Den distalsten Ästen fehlt die Fortsetzung über der Bruchstelle (vgl. Nr. VII/15, Abb. 6, 49).
 ○ b) Fortsetzungen über der Bruchstelle vorhanden (vgl. Nr. XII/14, Abb. 5, 47).

Modifikation B.

- a) Der Samtrand bildet den Abschlussrand der Feder. Das Auge ist meist verarmt, selten ist das erste Augenfeld noch als schmaler Streifen vorhanden (vgl. Nr. XIX/15, Abb. 16, 53).
 ● b) Distal bildet der Samtrand praktisch den Abschlussrand, proximal ist die lockere Randzone vorhanden. Alle 3 Augenfelder sind vorhanden, das erste aber stark reduziert (Nr. XIX/9, Abb. 16).
 m. ● 1. c) Medianfahne wie b, Lateralfahne wie a (Nr. XIX/11, Abb. 16, 54).
 ○ d) Lockere Randzone ausgebildet, stets alle 3 Augenfelder vorhanden (vgl. Nr. XVII/15, Abb. 16, 51).

Modifikation C.

- a) Mit Fransenrand ohne Auge (vgl. Nr. V/3, Abb. 21, 58).
 ● b) Mit Fransenrand, nur zweites oder zweites und drittes Augenfeld vorhanden, erstes höchstens als schmaler Streifen (vgl. Nr. X/2, Abb. 17, 57).
 ○ c) Mit Fransenrand und allen 3 Augenfeldern, drittes durch Fransenrand stellenweise verdrängt (vgl. Nr. XI/3, Abb. 22, 56).
 ○ d) Mit Fransenrand und allen 3 Augenfeldern; keine Verdrängung durch Fransenrand (vgl. Nr. XIII/5, Abb. 20, 55).
 ○ e) Ohne Fransenrand mit allen 3 Augenfeldern (vgl. Nr. XVII/5, Abb. 20).

Fransenrand nimmt wachsenden Bezirk der Feder ein von d zu a

- ⊙ *Modifikation D* (vgl. Nr. V/13, Abb. 59).

→ Weist auf eine Feder, welche gewisse Anklänge zeigt an den Typus, von welchem er herkommt.

⊗ Federmuster im Zwischenstadium zwischen Juvenil- und Adultausprägung.

— — — Begrenzt die Region innerhalb des Bezirks C, in welcher die Medianfahnen der Federn gewisse Eigenschaften des Halbmondtypus erkennen lassen (s. S. 66).

Besonders auffallend ist, dass bei Federn, welche noch das ganze Auge, gleichzeitig aber einen dichten Fransenrand aufweisen (z. B. XI/3, Abb. 22, auch VIII/4, Abb. 18 usw.), proximal vom braunen Augenfeld, im inneren (gegen den Schaft gerichteten) Teil des Fransenrandes sich noch Spuren des braunen Augen-

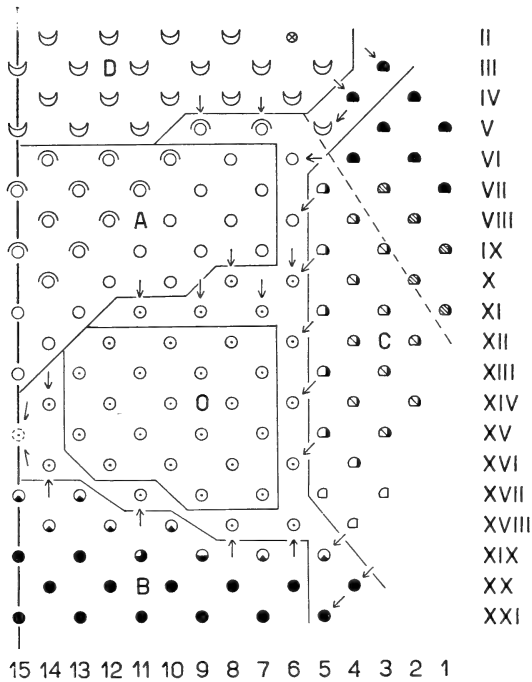


ABB. 24.

(Vgl. Tab. III)

Anordnung der Federtypen bei Männchen A (ad.), linke Körperseite.

feldes finden, die sich proximalwärts über eine längere Strecke verfolgen lassen. (Wir werden auf S. 92 auf diese Erscheinung zurückkommen.) In dieser Region des Fransenrandes tragen viele Äste verschieden gefärbte Strahlen, und zwar sind stets die Hakenstrahlen grün, die Bogenstrahlen braun mit grüner Spitze. Da die Hakenstrahlen die Bogenstrahlen teilweise überdecken, das lebhafte Grün auch viel stärker wirkt als das Braun, treten im Gesamtbild diese Zonen als Fransenrand auf.

III. VERTEILUNG DER VERSCHIEDENEN FEDERTYPEN DES ADULTEN HAHNES IM RADBEZIRK

Wie wir in Kapitel I festgestellt haben, bildet die dorsale Medianlinie die Symmetrieachse des Flurabschnittes, mit dem wir uns hier beschäftigen. Die beidseits der Symmetrieachse liegenden Flurhälften sind nicht nur bezüglich der Anlagenanordnung, sondern

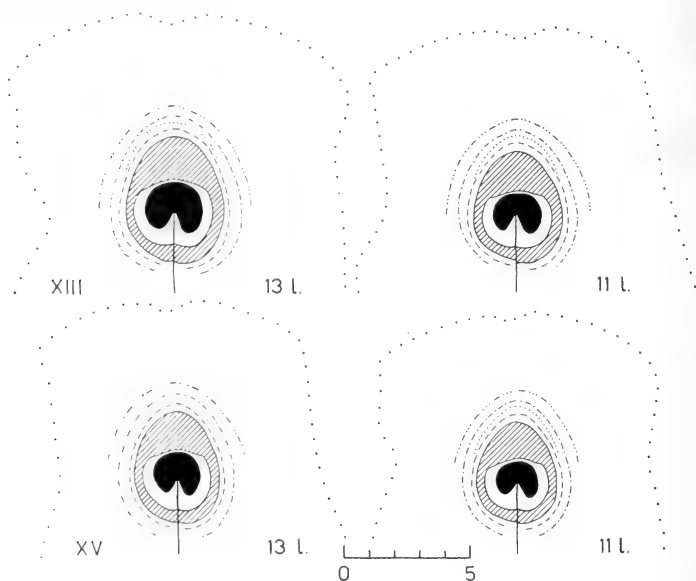


ABB. 25. — ♂A (ad.).
Legende auf S. 40.

auch bezüglich des Federmusters Spiegelbilder. Wir können uns in der folgenden Beschreibung daher wieder auf eine Hälfte der Flur beschränken.

Auf Abb. 24 ist die Anordnung der verschiedenen Federtypen auf der linken Hälfte des Radbezirks von Männchen A (ad.) schematisch dargestellt. Die Signatures des Grundtypus und seiner Modifikationen sind in Tabelle III aufgeführt. Die Zugehörigkeit einer gegebenen Feder zu einer bestimmten Modifikation kann meist leicht an einem typischen Merkmal, wie Bruchstelle, Samt-

rand, Fransenrand¹ oder Halbmondform, erkannt werden. Es gibt allerdings auch Zwischenformen, die Merkmale zweier Modifikationen aufweisen, oder Federn des Grundtypus, die das eine oder andere Merkmal einer Modifikation in nur schwacher Ausprägung zeigen. Jene Zwischenformen wurden durch das Symbol derjenigen Modifikation wiedergegeben, der sie näher stehen, diese letzteren durch das Symbol des Grundtypus. Alle diese Federn sind durch einen Pfeil gekennzeichnet.

Wir können der Verteilung der verschiedenen Federtypen entsprechend den dargestellten Flurabschnitt in verschiedene Bezirke

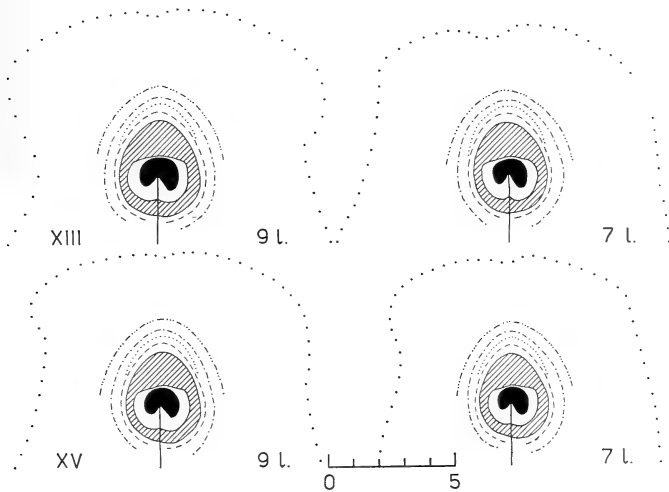


Abb. 26. — ♂A (ad.).
Legende auf S. 40.

einteilen. Der Bezirk des Grundtypus soll mit O bezeichnet werden; für die Bezeichnung der übrigen Bezirke wollen wir die Kennbuchstaben der darin enthaltenen Modifikationen verwenden.

Die besonders markierte Feder XV/15 fehlte bei Männchen A, als das Tier in meinen Besitz gelangte. Die Bestimmung des Musters dieser Feder geschah auf Grund von Vergleichen mit den 3 andern Individuen, die mir zur Verfügung standen.

¹ Die Federn No. XVII/3, XVII/5, XVIII/4 werden zur Modifikation C gerechnet, obwohl ihnen der Fransenrand fehlt. Die Ausführungen in den folgenden Kapiteln begründen diese Zuteilung.

1. BEZIRK O (Abb. 25, 26).

Die Federn des Bezirks O weisen alle die 3 Augenfelder, die 4 Farbränder und die lockere Randzone auf. Die Form der Augenfelder ist bei allen Federn sehr ähnlich; das dritte, das in den anderen Bezirken die stärkste Variabilität zeigt, ist überall mehr oder weniger spitz eiförmig. Die lockere Randzone zeigt stets distal eine schwache Einbuchtung. Die Grösse des Musters nimmt entlang den Querreihen in medianer, entlang den Längsreihen in caudaler Richtung graduell zu, ebenso der Asymmetriegrad mit wachsender Entfernung der Anlage von der Medianlinie.

2. BEZIRK A (Abb. 6—15).

Allen Federn des Bezirks A sind die 3 Augenfelder, die 4 Farbränder, die lockere Randzone und die Bruchstelle eigen. Die Farbränder und die lockere Randzone können auch nur teilweise ausgebildet sein. Bei den lateral von der Medianlinie inserierten asymmetrischen Federn ist die Bruchstelle und die Einbuchtung in der lockeren Randzone auf der Medianfahne stets stärker ausgeprägt als auf der lateralen. Die auf der Medianlinie inserierten Federn sind symmetrisch. Die Ausprägung der Bruchstelle und der Einbuchtung in der lockeren Randzone nimmt entlang den Längsreihen in caudaler, entlang den Querreihen in medianer Richtung zu. Mit dieser Zunahme geht eine Veränderung der Farbränder 2 und 3 und des braunen Augenfeldes zusammen: die distale Partie des Farbrandes 3 wird schmaler und verschwindet zuletzt ganz (Abb. 8); dann wird auch der 2. Farbrand schmaler, von ihm bleibt aber stets noch ein Streifen erhalten (Abb. 6, 7). In denselben Richtungen wird das braune Augenfeld auf der Distalseite abgeflacht.

Wie beim Grundtypus nimmt der Asymmetriegrad des Augenchmusters mit der Entfernung von der Medianlinie zu, ebenso ist eine Grössenzunahme des Musters in denselben Richtungen wie beim Grundtypus festzustellen.

3. BEZIRK B (Abb. 16).

Während wir alle übrigen Bezirke in ihrer ganzen Ausdehnung berücksichtigen, beschränken wir uns auf den caudalen Abschnitt

dieses Bezirks, der sich bis zum Hals fortsetzt, da die in unserem Zusammenhang bedeutsamen Änderungen in diesem Abschnitt auftreten.

Die Musterelemente, die allen Federn dieses Bezirks zukommen, sind zweites und drittes Augenfeld und Samtrand. Das erste Augenfeld, die Farbränder 1—3 und die lockere Randzone können mehr oder weniger vollständig ausgebildet sein oder ganz fehlen.

Bei den lateral von der Medianlinie inserierten Federn ist der Samtrand auf der lateralen, die lockere Randzone auf der medianen Fahne stärker ausgebildet. Die Verstärkung des Samtrandes nimmt entlang den Längsreihen in cranialer, entlang den Querreihen in medianer Richtung zu. In denselben Richtungen wird die lockere Randzone kleiner, bis sie bei XIX/15 und der Querreihe XX verschwunden ist.¹

In denselben Richtungen verschwinden der dritte und der zweite Farbrand, zuerst auf der Distalseite des Musters, dann auch proximal. Der erste Farbrand wird etwas breiter, und bei XX/8—14 bildet derselbe grün-goldene Ton, wie ihn der Farbrand 1 aufweist, die Grundfarbe der Feder. Mit dem Verschwinden der Farbränder verändern sich auch die Augenfelder: das braune Feld wird auf der Distalseite flacher, dann zieht es sich noch von der Proximal- und Lateralseite her zurück, wird dreieckförmig und ist zuletzt nur noch als kleine spindelförmige Marke sichtbar. Mit dem äusseren verkleinern sich auch die inneren Augenfelder. Das erste wird zuerst spindel-, dann strichförmig, zuletzt verschwindet es ganz. Das zweite macht dieselben Formveränderungen durch, bleibt aber stets als Streifen erhalten. Die 3 Augenfelder stehen offenbar in gegenseitiger Abhängigkeit: die Grösse der kleineren wird durch die nächstgrösseren bestimmt; wird vom äusseren eine gewisse Grösse unterschritten, so fällt zuerst das innerste aus. Dieses Verhalten entspricht der *Verarmungsregel*, die nach Untersuchungen der Muster verschiedener Schmetterlingsarten aufgestellt wurde (HENKE 1948 und früher). Sie besagt, dass bei Verkleinerung der Muster die inneren Teile stets vor den äusseren ausfallen. Da das Muster des Schmetterlingsflügels auf

¹ Bei allen cranial von Reihe XX inserierten Federn bildet der schwarze Samtrand den Federabschluss.

eine ganz andere Weise entsteht als das Federmuster¹, muss diese Gesetzmässigkeit in den beiden Fällen auf ganz verschiedenen physiologischen Vorgängen beruhen. Der Verarmungsregel gehorchen nur die Aagenfelder, nicht auch die Farbränder, die von aussen nach innen verschwinden.

Das Ausmass der Musterasymmetrie ist bei diesen unterschiedlichen Federn nicht zu vergleichen. Es lässt sich nur feststellen, dass die Federn auf der Medianlinie symmetrisch und alle lateral davon inserierten Federn asymmetrisch sind.

4. BEZIRK C (Abb. 17—23).

Die Federn dieses Bezirks zeigen untereinander grosse Unterschiede. Kein Element des Farbmusters kommt auf allen Federn vor. Von der lockeren Randzone können Teile vorhanden sein, sie kann auch vollständig fehlen. Sie verschwindet immer zuerst von der lateralen Fahne; kommt sie auf beiden Fahnen vor, dann ist der Anteil der Medianfahne stets grösser als derjenige der Lateralfahne. Ausser auf den 3 cranialsten Federn des Bezirks ist der Fransenrand überall vorhanden; in den meisten Fällen beschränkt er sich auf die Lateralfahne; nur bei den caudalsten Federn greift er auch auf die distalen Äste der Medianfahne über. Die lockere Randzone wird in cranialer und in lateraler Richtung kleiner: Bei VII/5 besitzen beide Fahnen zwei laterale Hörner, beide sind etwas breiter und länger als bei IX/5 (Abb. 19). Gehen wir von IX/5 in cranialer Richtung weiter, so erscheinen die beiden Hörner zunehmend verkürzt, bis das laterale ganz verschwindet (XIII/5, Abb. 20) und das mediane nur noch eine leichte Ausbuchtung der Kontur bildet (XVII/5, Abb. 20). Die Medianfahne zeigt bei allen übrigen Längsreihen des Bezirks dieselben Verhältnisse: das Horn der lockeren Randzone wird kürzer, je cranialer die Feder inseriert ist, bis es schliesslich ganz verschwindet (Längsreihe 3, Abb. 21—23). Genau so ändert die Medianfahne entlang den Querreihen in lateraler Richtung ihre Form (Querreihe IX, Abb. 19, 22; Querreihe XIII und XVII, Abb. 20, 23).

¹ Der Schmetterlingsflügel entwickelt sich durch mehr oder weniger gleichmässiges Flächenwachstum, während beim Federwachstum von einer bestimmten Wachstumszone her stets neues Material nachgeschoben wird.

Von der *L a t e r a l f a h n e* verschwindet die lockere Randzone viel rascher. Lateral der Längsreihe 5 finden wir sie nur noch bei VIII/4 und X/4, wo das Horn als schwache Ausbuchtung der Kontur zu erkennen ist; allen anderen Federn fehlt sie. Bei diesen Federn fällt nun eine andere Reduktion der Fahne auf, die dem beschriebenen Abbau der lockeren Randzone entgegenläuft: die Lateralfahne wird immer schmaler je *c a u d a l e r* die Feder inseriert ist; diese Verschmälerung erstreckt sich über einen wachsenden Abschnitt der Feder (Abb. 23-21, Längsreihe 3). Gleichzeitig dehnt sich der Fransenrand immer mehr gegen Spitze und Basis der Feder aus. Denselben Formwandel lässt andeutend die Lateralfahne bei Längsreihe 5 erkennen, indem die seitliche Einbuchtung der Konturlinie umso deutlicher wird, je *caudaler* die Feder inseriert ist (XIII/5, IX/5, Abb. 20, 19). Mit der Verstärkung der Einbuchtung wird auch hier der Fransenrand länger. In gleicher Weise nehmen Verschmälerung und Fransenrand entlang den Querreihen in lateraler Richtung zu (Querreihe IX, Abb. 19 und 22; Querreihe XIII, Abb. 20, 23).

Während in *caudaler* Richtung Verlängerung des Fransenrandes und Verlängerung der Feder zusammengehen (vgl. Abb. 38) und stets die absolute Länge des Fransenrandes zunimmt, laufen in lateraler Richtung Verlängerung des Fransenrandes und Verlängerung der Gesamtfeder einander entgegen. Trotzdem nimmt bis zur Längsreihe 2 die absolute Länge des Fransenrandes zu, nur von hier bis zur Längsreihe 1 nimmt sie ab. Der prozentuale Anteil des Fransenrandes an der Gesamtlänge ist aber bei Längsreihe 1 grösser als bei 2.

Das vollständigste Farbmuster dieser Zone findet sich in Längsreihe 5 (Abb. 19 und 20). Beide Fahnen zeigen alle 3 Augenfelder, auf der Lateralfahne ist nur der erste, auf der Medianfahne sind die Randstreifen 1-3 deutlich ausgebildet; 2 und 3 nur auf den Aesten, welche das laterale Horn der lockeren Randzone bilden. Während die Federn dieser Reihe ein im Wesentlichen gleichbleibendes Muster aufweisen, verarmen alle übrigen Federn in *caudaler* Richtung.

Dies gilt in lateraler Richtung allgemein für die Querreihen. Auch hier gehorchen die Augenfelder der Verarmungsregel, während die Randstreifen von aussen nach innen ausfallen.

Den verschiedenen Formveränderungen der beiden Fahnen entsprechen solche des Augenmusters. Auf der Medianfahne zieht

es sich gleichsam von der Proximalseite zurück, ähnlich wie bei den Goldschuppenfedern, auf der Lateralfahne wird es von der Seite her durch den vorrückenden Fransenrand verdrängt und verlängert sich gegen die Proximalseite hin; so entsteht bei einzelnen Federn der Eindruck, das Auge werde vom Fransenrand plattgedrückt (Abb. 17, 22, 23).

Die Verarmung kann auf den beiden Fahnen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit fortschreiten; bei VII/3 (Abb. 21) ist das braune Augenfeld nur noch auf der Lateralfahne festzustellen, bei IX/1 (Abb. 19) ist es von der Lateralfahne fast verschwunden, auf der Medianfahne aber noch deutlich sichtbar usw.; die Tatsache, dass bei der Längsreihe 5 2. und 3. Farbrand nur auf der Medianfahne auftreten, weist ebenfalls auf eine Unabhängigkeit zwischen den beiden Fahnen hin.

Betrachten wir die Längsreihe 3 von XVII/3 zu V/3 (Abb. 23-21), so gewinnen wir den Eindruck, die beiden Fahnen strebten geradezu zwei verschiedene Endformen an. Die Endform der Lateralfahne ist spezifisch für den Bezirk C, die Endform der Medianfahne aber zeigt grosse Aehnlichkeit mit dem Halbmondtypus (Ausbildung der Strahlen, Länge der proximal von der kompakten Fahne inserierten Aeste etc., vgl. S. 55). Die bezirksspezifischen Merkmale, die sich auf der Medianfahne mehr und mehr ausprägen, je stärker die sonstige Halbmondähnlichkeit wird, sind die verkleinerten Hakenstrahlen und das Fehlen der Bogenstrahlen auf den langen, proximal von der kompakten Fahne inserierten Aesten (S. 55); diese Aeste erscheinen zuletzt nur noch als dünne Fäden, wie Abbildung 58 zeigt.

Bei XVII/3 (Abb. 23) z. B. nehmen die Abstände zwischen den proximal von der kompakten Fahne inserierten Ästen noch ganz allmählich zu wie beim Grundtypus, auch sind die Hakenradien noch nicht verkleinert und die Bogenradien fehlen nur an der Basis der Äste.

Diese verschiedenen Tendenzen der beiden Fahnen sind auch bei den Längsreihen 4, 2 und 1 deutlich erkennbar. Die auf Abbildung 24 durch den Bezirk C gezogene durchbrochene Linie soll einen Eindruck davon vermitteln, wie weit cranialwärts die Halbmondeigenschaften bei jeder Längsreihe ungefähr zu verfolgen sind.

5. BEZIRK D (Abb. 42, A).

Die Federn des Bezirks D sind einander durchaus ähnlich. Sie zeigen keine Elemente des Augenmusters, sondern nur den schwarzen Fleck.

Die Federn auf der Medianlinie zeigen symmetrischen Aufbau, die lateral davon inserierten dagegen stets eine leichte Asymmetrie. Die wahrscheinlich bestehenden Unterschiede des Asymmetriegrades zwischen den einzelnen Federn konnten mit unseren Methoden nicht erfasst werden.

Zusammenfassend sei nochmals festgehalten:

Die Federn des Bezirks O besitzen ein optimales Muster, dessen sämtliche Elemente in allen angrenzenden Bezirken vorkommen.

Die Federn der Bezirke A-C sind jede durch eine eigene typische Bildung (Bruchstelle, Samtrand, Fransenrand) und verschiedene Reduktionen der lockeren Randzone gekennzeichnet und unterscheiden sich so von allen Federn anderer Bezirke.

Innerhalb eines Bezirks können die einzelnen Federn ihre typischen Merkmale stark variieren; diese Aenderungen entwickeln sich graduell in bestimmten Richtungen von Feder zu Feder, und zwar im allgemeinen vom Bezirk O aus zentrifugal verstärkt.

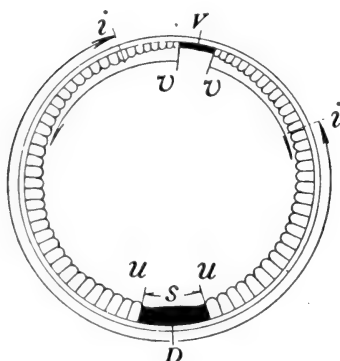
Der zunehmenden Ausprägung der spezifischen Merkmale eines Bezirks entspricht die Verarmung des Optimalmusters, welches gänzlich verschwinden kann. In allen Bezirken folgt die Verarmung derselben Gesetzmässigkeit.

Eine Ausnahme bildet der Bezirk D, keine seiner Federn trägt das Augenmuster.

IV. BILDUNG NEUER FEDERFORMEN DURCH REDUKTION VON AESTEN

Vergleichen wir die Formen der verschiedenen Feder-typen, d.h. der mustertragenden Region der Radfedern mit der Form der weniger spezialisierten Juvenilfedern, mit der Form von Federn anderer Körperregionen, von solchen des Weibchens und solchen anderer Hühnerarten, die sich alle gleich verhalten, so zeigt sich, dass die Federn des Grundbezirks nur leicht von der

Normalform abweichen (distale Einbuchtung), während in allen anderen Bezirken aussergewöhnliche Formbildungen wie starke distale Einbuchtung und beträchtliche Asymmetrie auftreten. Wir können demnach die Formen der Modifikationen gegenüber dem Grundtypus als spezialisierte bezeichnen.



Transverse section at the base of the feather germ, diagrammatic. *D*, dorsal limit of the germ; *V*, ventral limit. In formation of the initial complement, barbs are laid down from *D* to *i* in each collar limb. In the main vane region barbs are laid down at *c*; tangential growth carries barbs from *i* to *u* in each collar limb. The shaft primordium is indicated by *S*. This region is initially defined as the point of union of the primary ridges; it increases in the direction of the arrows at *S*, and at the base of the feather comes to involve the entire circumference of the collar. (Nach Fraps und Juhn 1936a.)

ABB. 27.

Im folgenden möchten wir zeigen, wie die besonders geformten Pfauenfedern von der Normalform abgeleitet werden können.

Zuerst sei eine kurze Beschreibung der in unserem Zusammenhang interessanten Wachstumsvorgänge im regenerierenden Federkeim gegeben. Die neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Feder wurden vor allem durch amerikanische Autoren wie LILLIE, JUHN, FRAPS u.a.m. durchgeführt; dabei wurden stets Hühnerfedern, vor allem solche der Brown Leghorn-Rasse verwendet. Neuere Zusammenfassende Darstellungen der Federentwicklung finden sich bei LILLIE 1942, WILLIER 1948, MAYAUD 1950.

Von einer ringförmigen Zone des Ektoderms, das die mesodermale Federpapille bedeckt, dem Kragen („collar“, LILLIE und JUHN 1932), wird das Zellmaterial zur Bildung der eigentlichen Feder geliefert. Bei der Neubildung der Feder entstehen zuerst auf der Dorsalseite des Keims (Abb. 27), im Kragen, eine mehr oder weniger grosse Anzahl von Astleisten gleichzeitig¹ (bei sehr

¹ Die Beobachtung von LILLIE & JUHN (1932), nach welcher Keime in der 1. Phase der Federbildung entweder keine oder eine beträchtliche Anzahl von Astleisten zeigen, spricht dafür, dass eine Anzahl der apicalsten Leisten gleichzeitig entsteht. Die Autoren weisen darauf hin, dass theoretisch aber auch diese ersten Leisten sukzessive in einer bestimmten zeitlichen Ordnung entstehen könnten, bevor das axiale Wachstum einsetzt. Für unsere Untersuchungen spielt es keine Rolle, welche Alternative zutrifft, da für uns nur von Bedeutung ist, wieviele Leisten vorhanden sind, wenn das axiale Wachstum einsetzt.

spitzen Federn nur das dorsalste Paar). Diese beginnen gleichzeitig in axialer Richtung zu wachsen, und weitere Leisten entstehen nun sukzessive in dorsoventraler Reihenfolge, bis der Kragen besetzt ist. Haben die zuerst gebildeten Leisten eine bestimmte Länge erreicht, welche von Feder zu Feder differiert, dann verschmelzen die zwei dorsalsten Äste an ihrer Basis und bilden die Spitze des Schaftes, der unmittelbar darunter emporwächst. Nach einer bestimmten Zeit (bei verschiedenen Federn verschieden) verschmelzen die beiden dem Schaft benachbarten Äste an ihrer Basis mit dem Schaft, und die übrigen Äste beginnen an ihrer Basis in ventrodorsaler Richtung gegen den Schaft hin nachzurücken, um dann sukzessive mit ihm zu verschmelzen. Neue Leisten entstehen nun nur noch sukzessive auf beiden Seiten des ventralen Dreiecks („ventral triangle“, LILLIE und JUHN 1932) und werden gleich von der Transversalbewegung erfasst.

JUHN und FRAPS 1936 und FRAPS und JUHN 1936a bestimmten auf der regenerierten, vollkommen verhornten Feder die Punkte, welche im Keim gleichzeitig zu wachsen anfangen. Die Linie, welche diese Punkte verbindet, wurde als C-Ischrone bezeichnet. Vor allem aus der Form der Fehlstreifen und des Federrandes konnten die Autoren Rückschlüsse ziehen auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Feder. Diese können folgendermassen ausgedrückt werden: Während einer bestimmten Zeitspanne nehmen der Schaft und alle vorhandenen Äste um dieselbe Länge zu.

Aus geometrischen Erwägungen folgt, dass die C-Ischronen gerade Linien sein müssen, wenn alle Äste parallel sind, und dass sie einen Winkel von 45° zum Schaft¹ bilden, wenn alle Äste in rechtem Winkel zu ihm stehen (genauere Angaben über die Präparationsmethoden bei JUHN und FRAPS 1936).

Wie wir gesehen haben (S. 68), wird bei der Neubildung der Feder zuerst eine Anzahl Astleisten gleichzeitig angelegt. Da das Wachstum bei allen diesen Leisten gleichzeitig einsetzt, müssen die Spitzen der daraus entstehenden Äste auf einer C-Ischrone

¹ Da der Durchmesser des Schaftes bei manchen Federn gegen die Basis zunimmt, bildet die Linie, die die Verschmelzungspunkte der Äste mit dem Schaft verbindet, auf jeder Seite einen kleinen Winkel zur Axe des Schaftes. Daher müssen alle Winkel von dieser Linie aus gemessen werden. Der Einfachheit halber sprechen wir aber im folgenden von Winkeln, die vom Schaft aus gemessen sind.

liegen. Diese Isochrone wurde als *O - Isochrone* bezeichnet (JUHNS und FRAPS 1936). Die O-Isochrone geht durch die Spitzen der zuerst angelegten Äste, die in der fertigen Federfahne apical liegen, sie geht aber nicht durch die Spitze des Schaftes, die durch Verschmelzung der Basen der beiden dorsalsten Äste gebildet wurde, also erst nachdem schon Längenwachstum stattgefunden hat. Wird die Feder so montiert, dass der Schaft gerade ist und der apicalste (dorsalste) Ast auf jeder Fahnenhälfte in einer Linie mit dem Schaft liegt, dann kann die O-Isochrone auf beiden Fahnenhälfen konstruiert werden als eine Linie, die von der Spitze der beiden apicalsten Äste ausgeht und auf jeder Seite des Schaftes einen Winkel von 45° bildet. Werden andere Äste in rechtem Winkel zum Schaft angeordnet, dann müssen diejenigen, deren Spitzen die O-Isochrone berühren, gleichzeitig zu wachsen angefangen haben. Aus JUHNS und FRAPS' Schluss über die Wachstumsgeschwindigkeit von Schaft und Ästen folgt, dass kein Ast die O-Isochrone überschneiden kann; diese bildet demnach eine Konturtangente der Feder. Die auf Abbildung 33 dargestellte Goldschuppenfeder kann hier zur Illustration dienen, wenn wir für den Augenblick davon absehen, dass ihre Form durch sekundäre Entwicklungsprozesse zustandekommt.

Die Bedeutung von JUHNS und FRAPS' Untersuchungen für die vorliegende Arbeit liegt darin, dass sie es mittels einer einfachen Konstruktion festzustellen ermöglichen, welche Punkte auf verschiedenen Ästen gleichzeitig zu wachsen anfangen.

Während JUHNS und FRAPS die Federn so montierten, dass die Äste in einem Winkel von 90° zur Linie der Astschaftverschmelzung (oder zur Axe des Schaftes) standen, und sie ihre Messungen unter dem Mikroskop direkt an der Feder oder an Photographien derselben durchführten, musste ich wegen der Grösse der Objekte die Methode etwas abwandeln. Die Länge der Äste und die Abstände zwischen ihren Insertionstellen am Schaft wurden direkt gemessen und die Werte in ein Koordinatensystem eingetragen, in der Weise dass die mittlere Axe für beide Fahnenhälfen die Linie der Astschaftverschmelzung repräsentiert und die Äste in rechtem Winkel auf dieser Linie stehen.

1. GRUNTYPUS.

Die O-Isochrone bildet beim Grundtypus (XVI/12, Abb. 28, vgl. Abb. 4, 46) nicht die Konturtangente, sondern wird von proximaler am Schaft inserierten Ästen überschritten. Die C-Isochrone, welche die längsten Astspitzen tangiert, wird mit O' bezeichnet. Bei Annahme der gleichen axialen Wachstumsgeschwindigkeit aller Teile des Federkeims können wir diesen Befund folgender-

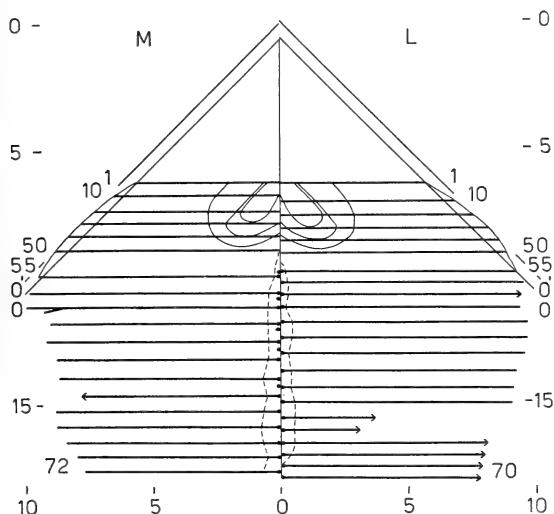


ABB. 28. — ♂ A, (ad.) XVI, 12 l.

Legende zu Abb. 28—35.

- O & O' C-Isochronen, verbinden Punkte, welche im Keim gleichzeitig gebildet werden.
M Medianfahne.
L Lateralfahne.
Von den symmetrischen Federn wurde stets nur die linke Fahne dargestellt.
— — — — — Umrisse der drei Augenfelder (vgl. mit Abb. 4): feine Linien.
— — — — — Bruchstelle.
— — — — — Samtrand.
— — — — — Fransenrand.
— — — — — Bezirk ohne Bogenstrahlen.
— — — — — Abgebrochene Äste.
— — — — — Nur jeder 10. Ast eingezeichnet.
● — — — — — Jeder Ast eingezeichnet.

Aus darstellungstechnischen Gründen konnte bei Abb. 28—31 und 34—35 im distalen Teil der Feder nur jeder 10. Ast eingezeichnet werden, im proximalen Teil wurden alle Äste eingesetzt. Der Umriss der Feder wurde im distalen Teil durch eine Linie angegeben. Bei Abb. 32 und 33 konnte auf der ganzen Länge des dargestellten Federteils nur jeder 10. Ast eingetragen werden.

Die vom distalen Pol aus gezählten Astnummern wurden neben den Spitzen der Äste angegeben.

Am unteren und seitlichen Rand ist ein Masstab in cm angebracht, der O-Punkt des horizontalen Masstabs liegt auf der Verschmelzungslinie von Ästen und Schaft, der O-Punkt des vertikalen Masstabs auf der Höhe der Spitze der Konturtangente der betreffenden Fahne.

massen interpretieren: Bei der Neubildung der Feder sind zuerst die Äste, welche die O'-Isochrone berühren (Nr. 22-42, Medianfahne bzw. 24-39, Lateralfahne) gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig (cf. Anm. S. 68) entstanden. Sie seien im folgenden **erste Astschub** genannt. Darauf wurden dorsal vom ersten Schub in ventro-dorsaler Reihenfolge die Äste 21-1 (Medianfahne), bzw. 23-1 (Lateralfahne) sukzessive gebildet, im folgenden als **erste dorsale Astsukzession** bezeichnet. Gleichzeitig setzte, ventral an den ersten Schub anschliessend, die sukzessive Bildung weiterer Äste in dorsoventraler Reihenfolge ein. Das in ventrodorsaler Richtung verlaufende Entstehen der ersten dorsalen Astsukzession weicht von der normalen Bildungsweise ab. Da bei den Jugendfedern die Astbildung normal verläuft, deuten wir dies als **Reduktion**. Wollen wir gleichzeitige Astbildung im ersten Teil der ersten Entwicklungsperiode annehmen, dann müssen wir das Prinzip der gleichen axialen Wachstumsgeschwindigkeit aufgeben. Die Erklärung durch Reduktion bei unveränderten Entwicklungsvorgängen erscheint plausibler als die Annahme eines beim adulten Tier neu auftretenden Entwicklungsprinzips, umso mehr als die Ausbildung der Astspitzen der ersten dorsalen Sukzession auf Hemmungserscheinungen hindeutet. Wir haben auf S. 41 f. gesehen, dass die distalsten Strahlen der reduzierten Äste denselben Winkel zum Ast bilden wie die proximal daran anschliessenden, im Gegensatz zu den distalsten Strahlen an normalen Federspitzen, die sich fast parallel zum Ast stellen. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass diese Astenden einem proximaleren Niveau des Astes entsprechen.

KUNN 1932 hat nach experimenteller Entwicklungsunterbrechung dasselbe, was wir hier an den Strahlen vorfinden, an den Federästen beobachtet: „In den Fällen, bei denen ein Federindividuum nach kurzem Entwicklungszustand wieder die Bildung von Fahnenstruktur aufnimmt, stehen die Rami unter dem Winkel zum Schaft, unter dem sie normalerweise an der betreffenden Schaftstelle angeordnet sind.“ Dass die Äste der ersten dorsalen Sukzession stets kleinere Strahlen tragen als die übrigen Äste, könnte ebenfalls eine Reduktionserscheinung sein.

2. MODIFIKATION A.

Die Feder Nr. XIII/15 (Abb. 29, vgl. Abb. 50) zeigt dieselbe Reduktion der distalsten Äste wie der Grundtypus (Äste Nr. 1—25). Hier sind die Äste aber stärker reduziert. Wie beim Grundtypus fehlen auch hier der ersten Sukzession die typischen Astspitzen,

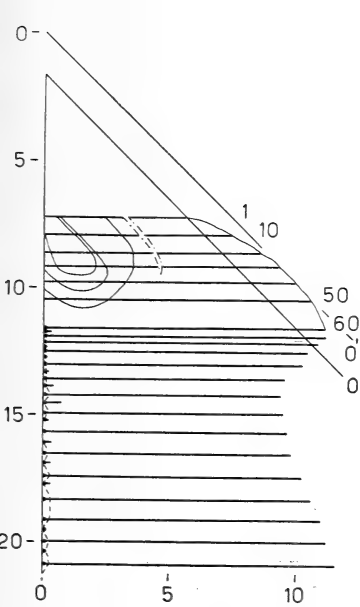


Abb. 29. — ♂ A (ad.), XIII, 15.

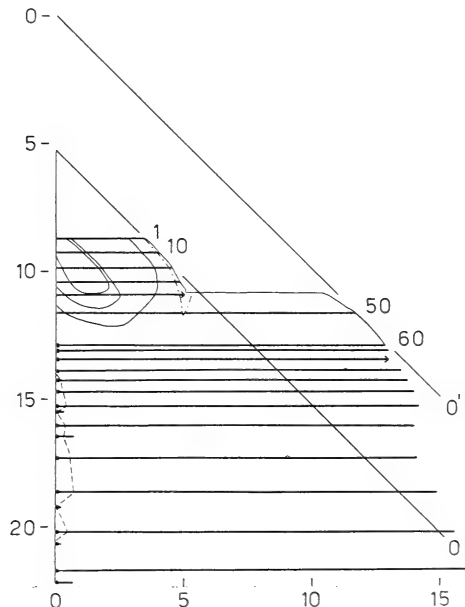


Abb. 30. — ♂ A (ad.), VII, 15.

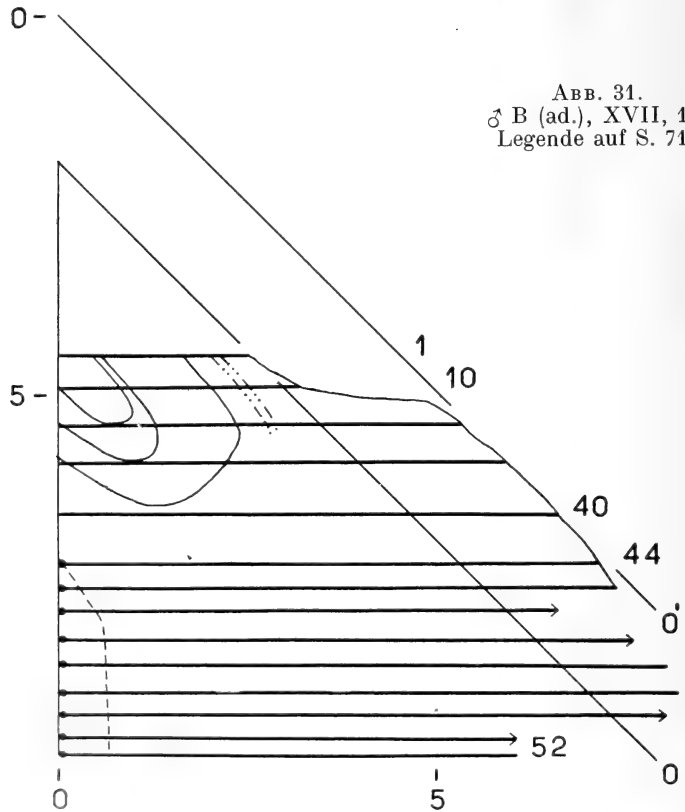
Legende auf S. 71.

auch sind die Strahlen der reduzierten Äste kleiner als diejenigen der übrigen Äste.

Auch die Feder Nr. VII/15 (Abb. 30, vgl. Abb. 6, 49) zeigt die Ausbildung der ersten dorsalen Sukzession (48 Äste). Die beim Grundtypus und bei XIII/15 kontinuierlich verlaufende Konturlinie der ersten dorsalen Sukzession bricht hier beim 39. Ast¹ plötzlich ab, und die distal davon inserierten Äste beginnen erst

¹ Bei den Aesten Nr. 39 und 40 sind die distalen Fortsetzungen über der Bruchstelle nachträglich abgebrochen. Die zurückgebliebenen Aststücke zeigen deutliche Bruchflächen.

an der Bruchstelle, die zunächst unterhalb der O-Isochrone, dann auf ihr verläuft. Die gleichmässige Vertiefung der Kontureinbuchtung von Feder zu Feder, die wir im Bezirk A entlang den Längsreihen in caudaler, entlang den Querreihen in medianer



Richtung beobachtet haben, und die in denselben Richtungen zunehmende Reduktion von Strahlen und Ästen an der Bruchstelle lässt vermuten, dass bei VII/15 mindestens den proximaleren Ästen oberhalb der Bruchstelle Fortsetzungen eigen waren, welche aber im Bereich der Bruchstelle abgetrennt wurden. Bei den distalsten Ästen könnte die Reduktion die Bruchstelle wohl erreicht haben. Wie wir auf S. 48 gesehen haben, erlaubt die Ausbildung der Ästenden an der Bruchstelle die Annahme, es habe durch

Unterbruch der Entwicklung ein Abschnüren stattgefunden. Verstärkte Reduktion einerseits der ersten Astsukzession andererseits an der Bruchstelle erklärt also das Entstehen der Form VII/15 aus XIII/15.

3. MODIFIKATION B.

Betrachten wir zuerst die Feder XVII/15. Da sie bei Männchen A stark beschädigt ist (vgl. Abb. 51), wurde auf Abb. 31 die ent-

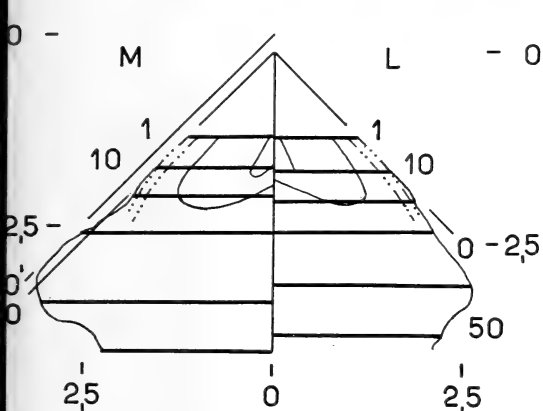
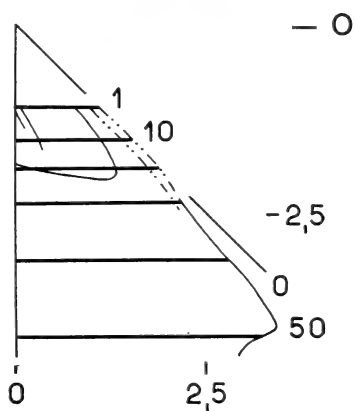


ABB. 32. — ♂ A (ad.), XIX, 11 l.

Legende auf S. 71.



АВВ. 33. — ♂ A (ad.), XIX, 15.

sprechende Feder von Männchen B dargestellt, die, abgesehen von geringen Unterschieden in der Länge der Äste, derjenigen von Männchen A entspricht. XVII/15 zeigt ebenfalls Reduktion der ersten dorsalen Astsukzession (Äste 1—20 Männchen A, 1—24 Männchen B). Wie bei den oben beschriebenen Typen tragen auch hier die Äste der ersten dorsalen Sukzession im lockeren Fahnteil kleinere Strahlen als die übrigen Äste (Abb. 51) und ihre Spitzen wirken abgebrochen.

Bei Nr. XIX/11 (Abb. 32, vgl. Abb. 16, Abb. 54) kann die Verkürzung der ersten Astsukzession auf der medianen Fahne noch festgestellt werden (Äste 1—31) — die Ausbildung dieser Äste ist gleich wie bei XVII/15 —, auf der lateralen Fahne dagegen bildet die O-Isochrone die Konturtangente. Obwohl die Form der Lateral-fahne einer normal gebildeten Feder entspricht, kann es sich nicht um eine Normalbildung handeln, wie aus dem Abstand zwischen O- und O'-Isochrone ersichtlich ist. Bei Normalfedern werden die

TABELLE IV.

Nummer der Feder	Männchen b, juv.				♂ D		♂ A
	1. juv. Sukz.	2. juv. Sukz.	3. juv. Sukz.	4. juv. Sukz.	letzte juv. Sukz.	ad.	ad.
XX/18	52,5	90	96,5	87*	—	—	79,5
XX/20	28	75	87,5	86*	81	74	73
XX/22	30,5	76	85	78	81	73	73

TABELLE IV a.

	Männchen c juv.			♂ D	♂ A
	1. juv. Sukz.	2. juv. Sukz.	3. juv. Sukz.	ad.	ad.
I.					
1	58,5	71	65,5	59,5	—
2	42	81,5	76	59	53,5
3	63,5	79	72	57	53
4	51,5	76,5	59	55	52
5	64,5	75	—	54,5	52
6	60,5	77	70	56	54
7	60	78	71	59,5	57
8	60	78	74	58,5	58
9	60	78,5	70,5	60	58
10	—	76	67	60	58
11	65	77	66	58	56
12	60	77	70	57	54
13	65,5	77	—	56	53
14	60,5	75	—	56	52
15	40	78	74	56	52,5
16	63	77	70	59	54
17	—	57	55,5	59,5	—
II.					
1	45	64	63	55	54
2	65,5	78	68	60	52
3	35	68	80	55	52
4	55	77	59	54,5	52
5	62	78	69	54	51,5
6	—	75,5	72	56	53
7	63	77,5	65,5	57	56
8	43	76	72,5	59,5	57
9	43	75,5	71	59	57
10	67	78	69,5	59	55,5
11	60	78	71	58	55
12	39,5	75	71,5	55,5	52,5
13	62	77	66	55,5	51
14	60,5	77,5	69,5	53	50,5
15	36	70	80	55,5	52,5
16	62	75	69	58	53,5
17	38,5	59	55	58	54

Länge von Goldschuppenfedern bei juvenilen und adulten Hähnen (exkl. Spule).

Tab. IV: Federn der Querreihe XX des untersuchten Bezirks.

Tab. IV a: Federn des Rückens auf der Höhe der Schulterflur, 2 Diagonalreihen, beide Körperseiten. *Rechte Körperseite:* Reihe I, Nr. 17: Lateralste Feder auf Linie *a* (Abb. 2). Nr. 16: Anschliessende Feder derselben Diagonalreihe usw. bis Nr. 9, die auf der Medianlinie des Rückens liegt. Nr. 8-1: dieselbe Diagonalreihe auf der linken Körperseite. Reihe II: Nächstfolgende craniale Reihe.

* Regenerate, die zu einem früheren Zeitpunkt als die normale Sukzession gebildet wurden, da die vorangegangene Sukzession gerupft wurde. Alle übrigen Federn wurden an der Basis abgeschnitten, damit die Normalentwicklung nicht gestört wurde.

Männchen b juv.:

- | | | |
|---------------------|----------------------------|-------------------------|
| 1. juv. Sukzession: | bei 1. Kontrolle verhornt, | Tier 15 Wochen alt. |
| 2. juv. Sukzession: | alle Federn innerhalb | 26.—36. Woche verhornt. |
| 3. juv. Sukzession: | » » » | 45.—62. Woche » |
| 4. juv. Sukzession: | » » » | 70.—74. Woche » |

Männchen c juv.:

- | | | |
|---------------------|-----------------------|-------------------------|
| 1. juv. Sukzession: | alle Federn innerhalb | 11.—23. Woche verhornt. |
| 2. juv. Sukzession: | » » » | 28.—45. Woche » |
| 3. juv. Sukzession: | » » » | 42.—81. Woche » |

Männchen D:

Letzte juv. Sukz.: bei 1. Kontrolle verhornt, Tier 2 Jahre 1 Monat alt.
Adultsukzession: 4 Monate später verhornt.

ersten Ästen stets auf beiden Seiten des Keims gleichzeitig angelegt, sodass die konturtangierende O-Isochrone, wie alle von einem proximaleren Schaftniveau gezogenen C-Isochronen, auf den beiden Fahnen symmetrisch ist. Die Reduktion ist bei der Lateralafahne von XIX/11 also offenbar weiter fortgeschritten als auf der medianen.

Aus diesen Verhältnissen können wir schliessen, dass auch bei Feder Nr. XIX/15 (Abb. 33, vgl. Abb. 16, 53) der Samtrand nicht den normalen Federabschluss bildet, sondern dass hier die Reduktion bei beiden Fahnen die Stufe der Lateralafahne von XIX/11 erreicht hat.

Es wäre allerdings auch denkbar, dass der Samtrand bei den cranialen Federn an die Federspitze rückt. Gegen diese Auffassung spricht erstens die Tatsache, dass die Ausbildung der Astspitzen bei den eigentlichen Goldschuppenfedern — bei welchen der Samtrand den Abschlussrand bildet — stets der Ausbildung des Astes auf einem proximaleren Niveau entspricht (vgl. S. 49), zweitens zeigt der Vergleich der eigentlichen Goldschuppen- mit Jugendfedern aus denselben Follikeln, dass die Gesamtlänge der Federn

in der späteren Jugendphase und im Adultzustand gegenüber der Länge in früheren Jugendstadien abnimmt (Tab. IV, IVa); hauptsächlich im Fahnteil zeigt die Adultfeder auch beträchtlich kürzere Äste als die Juvenilfeder. Wir dürfen wohl annehmen, dass diese Verkürzung sekundär ist, da normalerweise in allen übrigen Radbezirken, beim Weibchen in der ganzen Flur und bei beiden Geschlechtern in den übrigen Körperregionen, die Federlänge vom 1. Juvenil- bis zum Adultkleid zunimmt. Theoretisch könnte eine solche Verkürzung durch veränderte Wachstumseigenschaften, wie Wachstumsgeschwindigkeit usw., als auch durch Reduktion des apicalen Federteils hervorgerufen sein. Da aber in der Übergangszone vom Grundtypus zu den Federn, bei welchen der Samtrand den Federrand bildet, Reduktion einer zunehmenden Anzahl von Ästen festgestellt werden kann (bei XVII/15 20, bei XIX/11 31 Äste), ferner auch die Astenden nicht den normalen Feder spitzen entsprechen, schliessen wir auf Reduktionserscheinungen. Das bedeutet aber nicht, dass keine anderen sekundären Modifikationen der Wachstumsprozesse stattgefunden haben; so ist z. B. die Gesamtzahl der Äste bei der Adultfeder geringer als bei der Juvenilfeder, während sie bei den übrigen Typen zunimmt. Auch sind bei den adulten Goldschuppenfedern die Abstände zwischen den Ästen kleiner als bei den Juvenilfedern, bei den übrigen Typen nehmen sie dagegen vom Juvenil- zum Adultstadium zu. Die adulte Goldschuppenfeder ist also gewissermassen zusammengestaucht. Wir werden auf Seite 91 auf diese Erscheinung zurückkommen.

Die von der Juvenil- bis zur Adultfeder abnehmende Astanzahl steht auch in auffälligem Gegensatz zu den Verhältnissen bei Konturfedern anderer Arten. So hat GOEHRINGER 1951 gezeigt, dass bei Brust- und Scheitelfedern von Amsel und Star sich die Astzahl von der Juvenil- zur Adultfeder stets beträchtlich vergrössert. Wir können dieses Verhalten wohl als Norm betrachten, da in diesen Fällen keinerlei Spezialisierung der Adultfeder vorliegt, Juvenil- und Adultfeder also dieselbe Funktion haben.

Die Entwicklung von der Feder mit distaler Kontureinbuchtung bis zur eigentlichen Goldschuppenfeder können wir uns folgendermassen vorstellen: Die Reduktion erfasst immer mehr Äste, verkürzt sie aber in keinem Fall proximalwärts über das Niveau des Samtrandes hinaus. Die distalsten Äste erreichen dieses Niveau

zuerst (Medianfahne XIX/14); es werden dann nur noch die proximalen Äste weiter reduziert, bis auch sie den Samtrand erreichen (Lateralfahne XIX/14). Der Samtrand bildet also gleichsam eine Arretierungslinie für die Reduktion. Weil diese Arretierungslinie in ihrem distalen Abschnitt eine C-Isochrone bildet und in ihrem proximalen Abschnitt proximalwärts davon abweicht, täuscht die Federform normale Bildungsweise vor.

4. MODIFIKATION D.

Auch hier musste eine Feder von Männchen B dargestellt werden, da bei allen Halbmondfedern des Exemplars A eine grosse Zahl der langen proximalen Äste abgebrochen ist. Kontrollmessungen an Federn von Männchen A ergaben nur geringe Unterschiede, die hier vernachlässigt werden können.

Auch bei den Halbmondfedern (III/15, Abb. 34) finden wir Reduktion der distalen Äste, Diese Äste sind hier auffallend regelmässig verkürzt. Die Reduktion ergreift die distalsten Äste sehr stark, während im ganzen Bezirk stets eine Anzahl proximalerer Äste ihre natürliche Länge beibehalten. Diese Äste zeigen auch die normale Spitzenbildung, während sie den verkürzten fehlt (vgl. S. 51).

Die Abstände zwischen den Verschmelzungspunkten der proximalsten Äste des ersten Schubes (Spitzen der Äste auf O'-Isochrone liegend) sind auffällig gross, grösser als bei jedem anderen Typus: Äste und Schaft wachsen also mehr in die Länge, bevor sie verschmelzen, als bei den andern Federn.

5. MODIFIKATION C.

Im Bezirk C können wir bei Längsreihe 5 eine ähnliche Reduktion der lockeren Randzone wie im Bezirk B beobachten (vgl. IX/5, XIII/5, XVII/5, Abb. 19, 20, mit XVIII/14, XIX/9, Abb. 16). Die caudalsten Federn zeigen eine starke distale Kontureinbuchtung. Betrachten wir als Beispiel die auf Abb. 19 dargestellte Feder Nr. IX/5: Hier sind die langen Äste des Hornes der Medianfahne (die bis zur O'-Isochrone reichen) normal: die Strahlen gehen in normalem Winkel vom Ast ab, auch besitzen die Äste normale Spitzen. Alle verkürzten Äste der Einbuchtung sowie diejenigen

des kurzen lateralen Hornes (die diese O'-Isochrone nicht erreichen), weisen in ihrem distalen Abschnitt die kleinen aufgeklappten Strahlen auf (vgl. S. 54), auch fehlt ihnen die Spitze. Der Einfach-

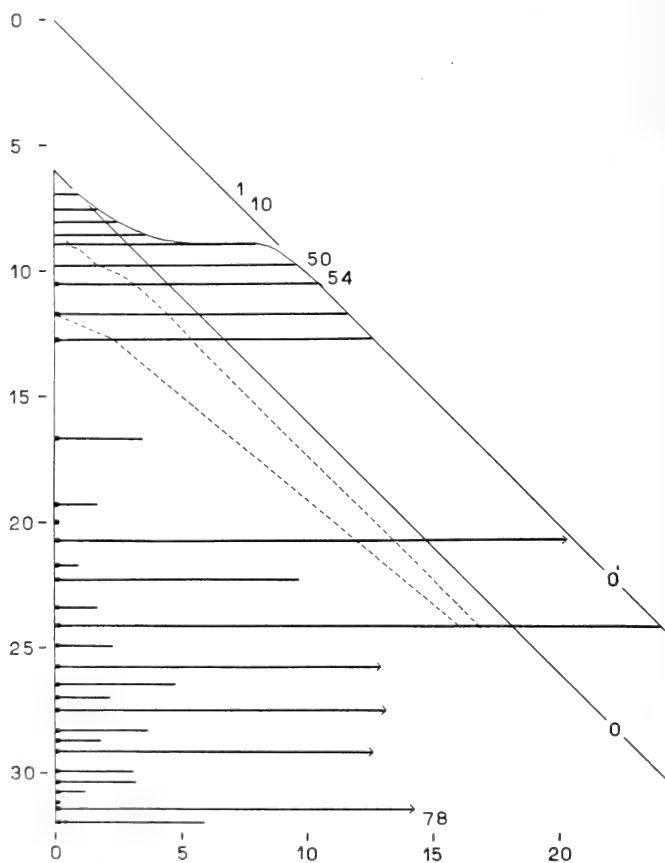


ABB. 34. — ♂ B (ad.), III, 15.

Legende auf S. 71.

heit halber soll im folgenden diese Bildung als Reduktionsstruktur bezeichnet werden, da die kleinen aufgeklappten Strahlen, die zusammengeklebt wirken, den Eindruck rudimentärer Bildungen erwecken und wir auch, wie schon mehrfach gesagt wurde, das Fehlen der Spitze als Reduktionserscheinung betrachten.

Gehen wir in cranialer Richtung weiter bis zu XIII/5 (Abb. 20), dann finden wir, dass hier nur noch 2 Äste des medianen Horns bis zur O'-Isochrone reichen (als Illustration kann Abb. 35 dienen;

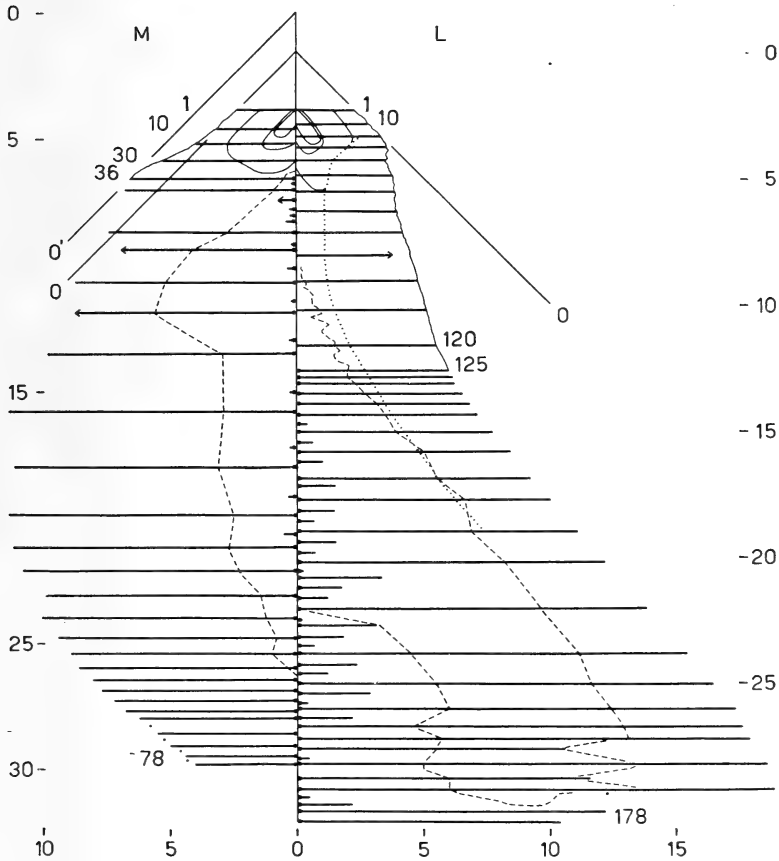


ABB. 35. — ♂ A (ad.), XI, 3 l.

Legende auf S. 71.

die Konstruktion von XIII/5 zeigt für die Medianfahne ungefähr die gleiche Anordnung). Beide weisen, wie alle übrigen Äste, die Reduktionsstruktur auf, auch sie sind offenbar schon reduziert. Bei XVII/5 (Abb. 20) ist das Horn fast verschwunden, und alle Äste zeigen auch hier gleichfalls Reduktionsstruktur.

Aus diesen Verhältnissen schliessen wir, dass ähnlich wie im Bezirk B die Reduktion in caudocranialer Richtung immer mehr proximale Äste erfasst und ebenso bei den distalen Ästen an einer Arretierungslinie Halt macht, sodass die Feder zuletzt Normalform vortäuscht¹.

Die Reduktion ist ein Gesamtvorgang, dessen Ursachen uns nicht bekannt sind. Wir vermuten ein Zusammenspiel verschiedener Faktoren, ein Variationssystem, das wir im einzelnen nicht kennen. Das für die beschriebene Reduktion im Bezirk C verantwortliche System sei im folgenden als **Faktorengruppe 1** bezeichnet.

Wir nehmen nun an, dass die Faktorengruppe 1 in gleicher Weise auch auf die übrigen Längsreihen (4-1) dieses Bezirks wirkt. Die Medianfahne zeigt bei diesen Reihen auch die gleichen Verhältnisse wie bei Reihe 5: das laterale Horn wird kleiner, je cranialer die Feder inseriert ist, bis zuletzt die „sekundäre Normalform“ entsteht, bei welcher stets alle Astspitzen abgebrochen erscheinen (XIII/3-XVII/3, Abb. 23).

Nun erscheint aber bei diesen Reihen nicht wie bei der Reihe 5 mit dem Horn der Medianfahne auch dasjenige der Lateralfahne, im Gegenteil: die dem lateralen Horn entsprechenden und weitere proximal davon inserierte Äste werden in craniocaudaler Richtung mehr und mehr verkürzt (Abb. 23-21, 35). Für diese Verkürzung der Lateralfahne machen wir eine **2. Faktorengruppe** verantwortlich, deren Wirkung diejenige der ersten überdeckt.

Wir können allgemein feststellen, dass die Wirkung der 2. Faktorengruppe in der caudolateralen Ecke des Bezirks am stärksten ist und von dort aus nach allen Richtungen abnimmt; eine Abgrenzung ihres Wirkungsbereiches gegenüber demjenigen der 1. Faktorengruppe auf der einzelnen Feder können wir aber nicht vornehmen, noch wissen wir, wie weit proximalwärts sie auf der einzelnen Feder greift. Es ist möglich, dass diejenigen Äste unter dem Einfluss der 2. Faktorengruppe stehen, die auch die Fransenrandstrahlen tragen (Fransenrand und laterale Verkürzung nehmen in denselben Richtungen zu, vgl. S. 65); dass den Ästen mit Fransenrandstruktur die Spitze fehlt, deutet jedenfalls auf Reduktion hin. Demnach würde die 2. Faktorengruppe bei den

¹ Die Jugendfedern sind bei diesem Typus nicht grösser als die Adultfedern, was noch nicht gegen die Reduktionsthese sprechen muss.

caudalen Federn auch auf die distalsten Äste der Medianfahne übergreifen (VII/3, V/3, Abb. 21), es würden also beide Gruppen auf diese Äste wirken. Längsreihe 5, bei welcher die distalen Äste vermutlich nur durch die 1. Faktorengruppe verkürzt werden, zeigt beim distalsten Astpaar von der cranialsten zur caudalsten Feder eine leichte Längszunahme; sie ist bei der Längsreihe 3 bis zu IX/3 ebenfalls festzustellen, von IX/3 zu V/3 nimmt die Länge aber ab (Abb. 36). Diese Abnahme könnte auf das Hinzutreten der 2. Gruppe zurückgeführt werden.

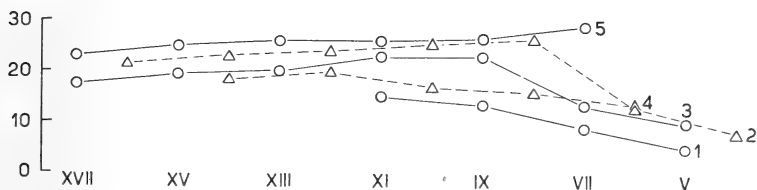


ABB. 36.

Länge des distalsten Astpaares der Lateralfedern von Männchen A (ad.), linke Körperseite.

Ordinate: Länge des apicalsten Astpaares in mm.

Abszisse: Position der Feder auf Querreihe (nur jede zweite Reihe angeschrieben).

Alle Federn einer Längsreihe wurden miteinander verbunden und die Nummer der Längsreihe auf der Seite angegeben. Damit die Reihen leicht auseinandergehalten werden können, wurden die Punkte der geraden und der ungeraden Reihen verschieden markiert.

Es ist aber auch denkbar, dass eine 3. Faktorengruppe, nämlich diejenige des Bezirks D, an der starken Verkürzung der distalen Äste mitwirkt¹, umso mehr als die Medianfahne der caudalen Federn dieses Bezirks verschiedene Anklänge an den Halbmondtypus zeigt (vgl. S. 55, Abb. 24).

Da der Wirkungsbereich der verschiedenen Faktorengruppen nur experimentell abgegrenzt werden könnte, müssen wir uns hier mit diesem Hinweis begnügen.

Allgemein lässt sich sagen, dass im Bezirk C offenbar verschiedene Faktorengruppen in komplizierter Weise zusammenwirken. Die verschiedenen Faktorengruppen zeigen deutlichen Feldcharakter, worauf wir im Kapitel VI eingehen werden. Dadurch dass die Wirkungsintensität der verschiedenen Systeme in verschiedenen Richtungen des Bezirks graduell abnimmt, entstehen

¹ Abb. 34 zeigt, dass beim Halbmondtypus die distalen Äste sehr kurz sind.

Übergangsformen, welche die unterschiedlichen Extremformen am cranialen und caudalen Ende des Bezirks verbinden.

Es sei hier noch bemerkt, dass vermutlich auch andere Vogelarten bei der Bildung von Schmuckfedern Reduktion von Ästen aufweisen. So kann z. B. bei den rostbraunen Halskragenfedern des Jagdfasans eine distale Kontureinbuchtung festgestellt werden; dadurch wirkt die Feder gleichsam doppelzüngig. Dieser Effekt wird noch verstärkt durch eine die Bucht umsäumende, dunkle, halbmondförmige Marke, die die Einbuchtung tiefer erscheinen lässt. Auch bei der zur Schmuckfeder umgewandelten Armschwinge der Mandarinente sind auf der breiten Fahne die proximalen Äste deutlich länger als Schaft und distalstes Astpaar, ragen also über die O'-Isochrone hinaus.

V. DER GRUNDTYPUS UND SEINE MODIFIKATIONEN

Wir können auf Grund unserer Analyse und aufbauend auf der allgemeinen Darstellung des Federwachstums von FRAPS und JUHN 1936a einige generelle Feststellungen machen:

1. Alle aberranten Formen im Bezirk des Pfauenrades werden durch Reduktion von Ästen erzeugt.
2. Der Grundtypus besitzt nur einige schwach reduzierte Äste, alle Modifikationen zeigen stärkere Reduktion.
3. Die Verhältnisse im Bezirk C lassen vermuten, dass zwei Feldsysteme sich überlagern und relativ unabhängig voneinander wirken. Wir nannten sie Faktorengruppe 1 und 2.
4. Im Grundbezirk ist die Reduktion bei allen Federn gleich stark, in den Bezirken A und B nimmt sie vom Bezirk O aus zentrifugal zu. Im Bezirk C sind die Verhältnisse komplizierter: die Reduktion der Lateralfahne (2. Faktorengruppe) wird ebenfalls in zentrifugaler Richtung verstärkt, die distale Reduktion durch die 1. Faktorengruppe nimmt zentripetal zu.

Im Bezirk D, der nicht an den Bezirk O angrenzt, kann keine Zunahme der Reduktion festgestellt werden.

Wir haben im Kapitel III gesehen, dass in den Bezirken A und B in denselben Richtungen, in welchen sich die Reduktion

verstärkt, auch die Ausprägung der spezifischen Bezirkseigenschaft (Bruchstelle und Samtrand) deutlicher wird; dass im Bezirk C mit der lateralen Reduktion auch der Fransenrand zunimmt; dass das Farbmuster, das im Bezirk O überall voll ausgebildet ist, in diesen Richtungen jedoch verarmt. Dies lässt vermuten, es bestehe zwischen Reduktion, Ausbildung der bezirksspezifischen Eigenschaft und Verarmung des Farbmusters ein Zusammenhang derart, dass das Farbmuster durch Reduktion und bezirksspezifische Eigenschaft verdrängt wird. Vorausgesetzt ist die Annahme, dass primär alle Follikel dieser Bezirke die Potenz zur Bildung des optimalen Grundtypus besitzen.¹ Die Reduktion und die Ausbildung der bezirksspezifischen Merkmale führen wir demnach auf sekundäre Faktoren zurück, die den primären Typus modifizieren. Nach Ausschaltung der sekundären Faktoren müsste demnach der ganze untersuchte Bezirk Federn des Grundtypus aufweisen. Ein solcher einheitlicher Bezirk würde den Verhältnissen entsprechen, die wir in diesem Flurabschnitt im allgemeinen bei anderen Hühnerarten und in den anderen Fluren beim Pfau finden.

Es liesse sich diese Annahme nur durch das Experiment beweisen, als Indizien für ihre Richtigkeit können wir folgende 2 Beispiele aufführen:

1. In einem Rumpfversuch, der in anderem Zusammenhang durchgeführt wurde, entstand bei einem 2½ jährigen Hahn die Feder VI/8 (rechte Körperseite) der Abbildung 61. Sie zeigt, dass auch die caudalen Follikel im Bezirk A die Potenz zur Ausbildung der vollständigen lockeren Randzone in der Adultform besitzen.

Da eine weitere Kontrolle des betreffenden Hahns nicht möglich war, konnte die Feder, welche auf das in Abb. 61 dargestellte Regenerat folgte, nicht beobachtet werden. Die beim gleichen Tier auf der linken Körperseite inserierte Feder Nr. VI/10 (Abb. 60) zeigt aber den Federtypus, der später aus dem Follikel VI/8 gebildet werden muss. Nr. VI/10 liegt allerdings näher bei der Medianlinie als VI/8, die Bruchstelle wird daher bei VI/8 nicht ganz so stark ausgeprägt sein wie bei VI/10. Auf Grund des Vergleichs entsprechender Federn von 4 adulten Individuen sowie der Resultate vieler Rumpfversuche schliessen wir die Bewertung der Feder Nr. VI/8 als endgültige Form aus.

¹ Eine Einschränkung müssen wir für die Federn des Bezirks B machen; wir werden bei der Behandlung dieses Bezirks darauf eingehen.

2. Die auf Abbildung 37 und Abbildung 62 dargestellte Feder Nr. IX/7 (rechte Körperseite) von Männchen C (ad.) zeigt, dass das Farbmuster prinzipiell durch die Reduktion beeinflusst werden kann. Es wurden bei dieser Feder eine Anzahl distaler Äste aus unbekannten Gründen aussergewöhnlich stark reduziert. Die

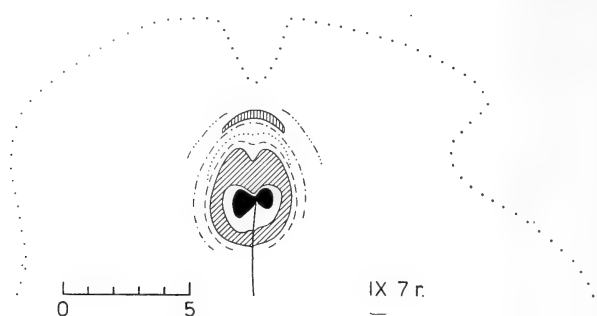


ABB. 37. — ♂ C (ad.).

Wirkung dieser Reduktion auf das Farbmuster ist deutlich festzustellen. Der Umschlag zur Bildung der 3 Augenfelder erfolgte auf den reduzierten Ästen mit Verspätung, sodass bei der fertigen Feder das ganze Muster auf diesen Ästen proximalwärts verschoben ist. Die Farbränder reagierten nicht so stark auf die Reduktion: Die äussersten zogen sich gar nicht, die inneren nur wenig zurück. So können wir uns vorstellen, dass die Farbränder gleichsam von aussen „wegreduziert“ werden, während sich die 3 Augenfelder proximalwärts zurückziehen, sodass sie bei starker Reduktion nach der Verarmungsregel von innen nach aussen ausfallen müssen.

Generell lässt sich sagen, dass das Grundmuster, das wir optimal nennen, die Systemeigenschaften einer in sich selbst symmetrischen Feder zeigt, also einen *p r i m ä r e n* Mustertypus aufweist, und so ohne eine besondere Feldeinwirkung in beliebiger Wiederholung möglich ist. Dem entspricht auch bei vielen Vögeln das häufige Vorkommen gleichmässiger „Perlen“ oder „Augenmuster“, die ebenso wie Sperberung den Körper auf weite Strecken auszeichnen (Perlhühner, Satyrhuhn, Spiegelpfau usw.). Auch die auf Seite 96 betonte, von der Medianlinie aus nach beiden Seiten graduell zunehmende Asymmetrie des Augenmusters lässt dieses als primäre Musterform erscheinen.

Diese Tatsachen bestärken uns in der Auffassung, alle Follikel besässen das optimale Muster als Grundpotenz.

Die folgende Darstellung der Musterveränderungen in den Radbezirken beruht auf der Annahme, das optimale Grundmuster sei bei allen Federn latent vorhanden.

Dabei müssen wir aber berücksichtigen, dass bereits auch zwischen den Federn des Grundbezirks primäre quantitative Unterschiede bestehen (Unterschiede der Federlänge, der Grösse, der Asymmetrie des Musters etc.).

In einer Reihe von Untersuchungen über das Hühnergefieder (hauptsächlich der Brown Leghorn-Rasse) wurden ähnliche quantitative Veränderungen festgestellt, und man fand, dass sie sich stets gesetzmässig verhalten und bestimmte Gradienten bilden, die die Federflur als Feld charakterisieren (JUHNS und FRAPS 1934, FRAPS und JUHN 1936b, JUHN 1938 u.a.m.).

Beim Pfau können wir diese primären Gradienten nun aber nur in einem kleinen Bezirk des Feldes verfolgen (Bezirk O), nur wenn sich die Veränderungen gleichmässig in andere Bezirke fortsetzen, können wir schliessen, dass es sich um die primären Gradienten handelt.

Wir können generell sagen, dass die primären Gradienten wohl stets als harmonische Kurven darstellbar sind. Beträchtliche Störungen dieser Kurven lassen auf das Eingreifen sekundärer Faktoren schliessen.

So betrachten wir z. B. die gleichmässige, in craniocaudaler Richtung verlaufende Zunahme der Federlänge und der Grösse des Augenmusters, die wir am Rand des Bezirks B, in den Zwischenzonen, im Bezirk O und im Bezirk A verfolgen, als Eigenschaften des gesamten primären Feldes (Tab. V, Abb. 38, Längen bis zur O'-Isochrone vergleichen!). Ebenso werten wir die in lateraler Richtung graduell zunehmende Asymmetrie des Augenmusters als Eigenschaft des Primärfeldes, umso mehr als derartige Symmetrierverschiebungen bei allen daraufhin untersuchten Mustern beobachtet wurden (HOLMES 1935, JUHN und FRAPS 1934, JUHN 1938 u.a.m.).

Andererseits können wir annehmen, dass z. B. die starke Längenabnahme von der Position 7 zu 1 bzw. 6 zu 2 (Knick der Kurven auf Abb. 38) durch sekundäre Faktoren (sekundäre Wachstumsänderungen, die die Feder verkürzen) verursacht sein

TABELE V.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
I						***		1481 1538 50		1439 1497 45		1401 1458 45		1402 1556 45	
II	1028 1078 40		1434 1478 55				1514 1566 52		1498 1556 50		1432 1488 45		4406 4460 44		1400 1452 42
III		670 718 30		1219 1280 45		1491 1546 56		1461 1518 51		1443 1498 45		1385 * 40		1363 1416 39,5	
IV															
V	286 298 17	848 908 34	1304 1363 49				1317 1365 52		1286 1338 46		1303 1362 39		1295 1353 37		1282 1340 37
VI		578 622 27		959 1018 38		1243 1290 50		1244 1291 48		1177 1233 41		1135 1191 37		1140 1196 37	
VII	377 405 19	669 716 31	1023 1065 42				1179 1226 44		1143 1192 40		1073 1127 37		4058 4112 36		1060 1113 34
VIII	474 508 24			744 781 32		1085 1126 42		1096 1146 41		1026 1080 37		977 1030 34		990 1043 33	
IX	338 357 19	527 555 27	818 854 34				1022 1064 41		989 1035 38		922 971 34		900 953 33		902 951 31
X	383 402 22			574 603 28		898 933 36		916 955 36		883 931 32		827 876 30		825 876 30	
XI	278 287 16	421 436 23	660 690 29				840 877 32		814 852 32		762 810 30		748 795 29		730 776 28
XII	320 327 19			465 468 24		731 764 30		746 785 30		696 738 28		654 699 27		650 696 26	
XIII		349 349 20	528 544 25				669 702 29		636 673 28		575 618 26		552 598 25		554 597 24

XIV	271 273 17		390 391 22	583 611 26	584 621 27	471 505 23	533 572 24	476 519 24	376 417 21	469 512 23
XV	289 289 18	434 436 23	310 310 19	456 480 23	515 546 24	471 505 23	441 450 22			
XVI					418 448 23		346 376 21	276 311 19	259 291 18	
XVII	216 216 13	339 339 19	245 264 17	339 365 20	257 284 18		194 219 16	155 180 13		177 195 13
XVIII			166 166 12	109 120 9	471 492 15	86 92 7	124 143 12	112 128 11		411 411 8,5
XIX			89** 89** 5	85 86 7	77 77 6		78 78 6	86 86 6		101 101 7
XX				79,5 79,5 5	75 75 5	76 76 5	81 81 5	92 92 7		104 104 7,5
XXI										

Länge der Federn von Männchen A (ad), linke Radhälfte (alle Längen inkl. Spule).

II—XXI:

Querreihen.

1—15: Längsreihen.

Erste (oberste) Zahl: Länge bis zum distalen Rand des 3. Randstreifens beim Grundtypus, bis zum proximalen Rand der Bruchstelle bei Modifikation A, bis zum distalen Rand des Samrandes bei Modifikation B, bis zum Apex der distalen Äste bei Modifikation C und D.

Zweite Zahl:

Länge bis zur Spitze der längsten Äste (bis O-Isochrone).

Dritte Zahl: Länge der Spule.

* Messung nicht möglich wegen Beschädigung.

** Masse der Feder der rechten Körperseite, da Feder der linken Seite stark beschädigt.

*** Feder im Blutkeil auf beiden Körperseiten.

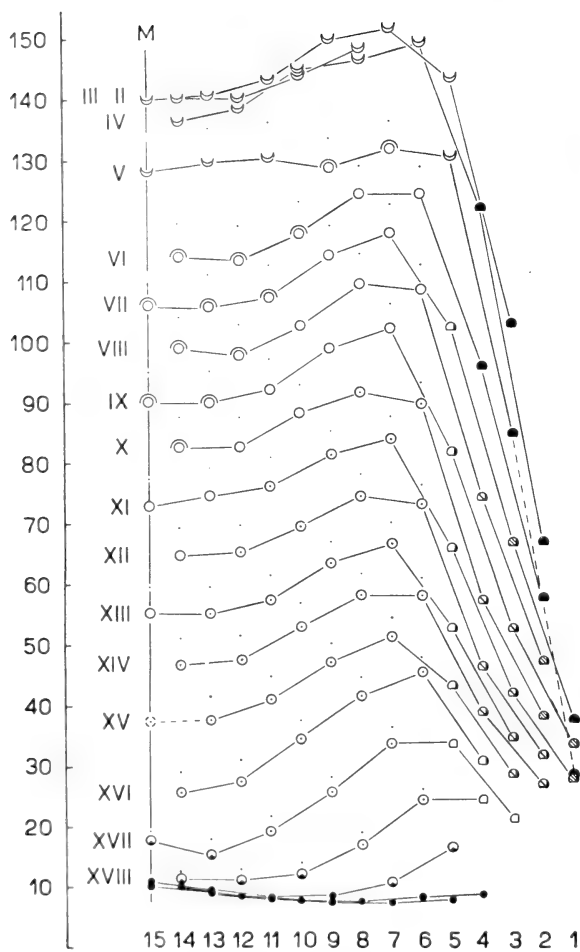


Abb. 38.
(Vgl. Tab. V.)

Männchen A (ad.) Länge der Federn, linke Radhälfte.

Erklärung der Signaturen auf S. 58.

Ordinate: Länge der Federn in cm.

Abszisse: Position der Follikel auf den Längsreihen (M: Medianlinie).

Alle Federn einer Querreihe wurden miteinander verbunden und die Nummer der Querreihe neben der Medianlinie angegeben. Die cranialsten Reihen XIX—XXI wurden nicht mehr bezeichnet, die Länge ihrer Federn ist in Tabelle V angegeben.

Die Verbindungslinie von Nr. V/3 zu V/1 wurde durchbrochen gezeichnet, da Nr. V/1 deutlich auf ein Zwischenstadium zwischen Juvenil- und Adultausprägung stehengeblieben ist und nicht die volle Adultlänge erreicht hat. Solche Zwischenfedern finden sich bei allen Individuen am Rand des Bezirks.

Damit die Länge aller Federtypen verglichen werden kann, wurde bei der Hauptmessung bei allen Federn die lockere Randzone nicht mitgemessen, da die Strecke, um welche die Äste reduziert wurden, in vielen Fällen (Bezirk B und C) unbekannt ist. Bei den Federn der Bezirke B, O und A, bei welchen eine Anzahl der Äste des 1. Schubes un reduziert blieben, wurde die Länge der lockeren Randzone bis zur O'-Isochrone gemessen und als Punkt über die 1. Längenangabe gesetzt.

Federn des Grundtypus wurden bis zum distalen Rand des 3. Randstreifens,

Federn der Mod. A bis zum proximalen Rand der Bruchstelle,

Federn der Mod. B bis zum distalen Rand des Samtrandes,

Federn der Mod. C und D bis zum Apex der distalsten Äste gemessen.

dürfte. Da sich aber an keiner Stelle des Feldes ein primärer Gradient bis an den lateralen Rand verfolgen lässt, ist eine sichere Angabe nicht möglich; auch über das Ausmass der vermutlich sekundären Änderung wissen wir nichts. Ebensowenig geben uns die Verhältnisse im mittleren Teil des Feldes z. B. Aufschluss über die primäre Grösse des Musters im Lateralbezirk oder im Bezirk D.

Es ist also unmöglich, die für den exakten Vergleich notwendige Rekonstruktion der Grundform vorzunehmen, die aus jedem gegebenen Follikel nach Ausschaltung der sekundären Faktoren ausgewachsen müsste. Doch auch der grobe Vergleich der Modifikationsformen mit dem Grundtypus zeigt uns gewisse neue Möglichkeiten.

1. BEZIRK A.

Neben Reduktion und Ausbildung der Bruchstelle zeigen sich in diesem Bezirk keine sekundären Änderungen. Möglicherweise ist die Formveränderung des 3. Augenfeldes (distale Abflachung) eine Folge der Reduktion (Rückzug auf den reduzierten Ästen, ähnlich wie bei Männchen C IX/7, rechte Körperseite, Abb. 37); deutlich werden im distalen Teil des Musters die Farbränder mehr und mehr „wegreduziert“.

2. BEZIRK B.

Wir kennen bei den eigentlichen Goldschuppenfedern — bei welchen der Samtrand den äusseren Abschluss bildet — die Strecke nicht, um welche die Äste verkürzt wurden (vgl. S. 77 f.). Wir müssen aber damit rechnen, dass mit der primären Längenabnahme der Federn in diesem Bezirk auch eine primäre Verarmung des Musters verbunden ist. Es ist kaum denkbar, dass auf allen Rückenfedern, die — auch wenn nicht reduziert — nicht sehr viel länger als die Goldschuppenfedern sein dürften, noch das vollständige Muster mit 3 Augenfeldern und 4 Randstreifen ausgebildet würde.

Bei der distalen Abflachung des braunen Augenfeldes und beim Ausfall der Farbränder, die bei den Federn der Querreihen XVII und XVIII zu beobachten sind, kann die Reduktion beteiligt sein.

Vermutlich ist die Stauchung (Verminderung der Astanzahl, Verkleinerung der Abstände zwischen den Ästen), welche die adulten Goldschuppenfedern gegenüber den Jugendfedern zeigen

(vgl. S. 78), eine bezirksspezifische sekundäre Erscheinung. Sie müsste die primäre Form des Musters natürlich auch verändern.

Mit der Stauchung könnte auch die merkwürdige Tatsache zusammenhängen, dass bei den Goldschuppenfedern einzelne Äste desselben Federindividuums einander überdecken, und zwar bilden stets eine Anzahl distaler Äste eine kompakte „Zunge“, deren proximaler Rand einige der proximal anschliessenden Rami überdeckt. (Auf den Photographien nicht sichtbar, da die Feder mit einer Glasplatte bedeckt werden musste.)

Wir können allgemein die Vermutung aussprechen, dass durch das Eingreifen der sekundären Faktoren des Bezirkes B die primäre Musterverarmung beschleunigt wird; weitere Aussagen sind, da wir über die primäre Verarmung im Einzelnen nicht genug wissen, nicht möglich.

3. BEZIRK C.

Auch im Bezirk C fassen wir die distale Abflachung des braunen Augenfeldes und den Ausfall der Farbränder als Folge der Reduktion auf.

Das Verschwinden des Musters von der *Lateral-fahne* (das wir z. B. entlang der Längsreihe 3 beobachteten (Abb. 21—23), lässt sich als Rückzug von den immer stärker reduzierten Ästen interpretieren. Zugleich scheint das braune Feld durch den Fransenrand mehr und mehr überlagert zu werden. Deutlicher als bei der normalen Anordnung der Äste wird diese Annahme bestärkt durch die Anordnung auf Abb. 35.

Auch die Tatsache, dass im Fransenrand proximal vom Augmuster noch Spuren des braunen Feldes auftreten (S. 59), spricht für eine solche Überlagerung.

Es ist möglich, dass die Verlängerung der kompakten Fahne durch sekundäre Teilung von Astanlagen zustandekommt. Dass Astanlagen prinzipiell die Potenz zur Teilung und Verschmelzung besitzen, zeigten die Untersuchungen von LILLIE und WANG 1941. Die Autoren wiesen nach, dass bei geeignetem experimentellen Eingriff sich die noch undifferenzierten Anlagen teilen, resp. verschmelzen, und dass so aus einer Anlage mehrere Äste oder aus 2 Anlagen ein vollständiger Ast entstehen kann. Die besondere Ausbildung der Astspitzen (S. 56) im Gebiet des Fransenrandes könnte mit dieser Teilung in Zusammenhang stehen. Wir fanden

z. B. Spaltung der Äste an der Spitze, was in den anderen Bezirken, wo Reduktion vorkommt, nie feststellbar war.

Diese Annahme einer sekundären Teilung von Astanlagen erklärt die proximale Verlängerung des Augenmusters, die wir auf der Lateralfahne im Bezirk C feststellen können (Abb. 21—23): Durch die sekundäre Teilung wird das Muster, das bei der Grundform auf einem Ast erscheinen würde, auf 2 oder mehr Äste in der Anlage verteilt, wodurch natürlich im fertigen Zustand eine Verlängerung bewirkt wird.

Die im Fransenrand proximal vom Augenmuster festgestellten Spuren des braunen Feldes, die proximalwärts über eine längere Strecke verfolgt werden können, deuten darauf hin, dass unter dem Fransenrand ein noch stärker verlängertes braunes Augenfeld latent vorhanden ist.

Von der Medianfahne verschwindet das Muster umso mehr, je deutlicher die Halbmondeigenschaften hervortreten (besondere Ausbildung der Bogenradien, vgl. Seite 55, grosse Abstände zwischen den proximalen Ästen des 1. Schubes, usw.). Wenn wir annehmen, das Muster werde auf der Lateralfahne durch sekundäre Einflüsse modifiziert, müssen wir dasselbe natürlich auch für die Medianfahne postulieren. Demnach müssen wir auch die typischen Halbmondeigenschaften sekundären Faktoren zuschreiben, deren Wirkung das latent vorhandene Grundmuster am Erscheinen verhindert.

Dasselbe gilt für den Bezirk D.

4. BEZIRK D.

Die auf den Abbildungen 40, 42, 63 und 64 dargestellten Federn Nr. V/13 (rechte und linke Körperseite) von Männchen C (ad.)¹ zeigen, dass in diesen Follikeln offenbar 2 antagonistische Tendenzen vorhanden sind: 1. die Tendenz zur Bildung des Typus A mit Farbmuster und Bruchstelle, und 2. die Tendenz zur Bildung des Halbmondes. Beim Follikel V/13r. überwiegt die erste bei V/13l. die zweite Tendenz. Diese Follikel liegen an der Grenze zwischen Bezirk A und D (vgl. Abb. 44). Wir können ihre Federn

¹ Dies Beispiel belegt gleichzeitig, dass die einander entsprechenden Federn auf den beiden Körperseiten nicht immer genau spiegelbildlich sind. So grosse Unterschiede finden sich aber höchst selten.

wohl nicht als Beweise, doch immerhin als Indizien gelten lassen zu Gunsten unserer Annahme, dass das Grundmuster auch in allen anderen Follikeln des Bezirks D latent enthalten sei und dass die Halbmondtenzend die andere Tenzend überwiege.

Wir möchten hier noch darauf hinweisen, dass die sprunghafte Längenzunahme der Federn, die vom Bezirk A zum Bezirk D stets auftritt (Abb. 38), möglicherweise in Zusammenhang steht mit dem stärkeren Längenwachstum der proximalen Äste des 1. Schubes und des entsprechenden Schaftabschnittes, das wir beim Halbmondtypus festgestellt haben (S. 79), und das wir auch als sekundäre Modifikationserscheinung betrachten.

Ebenso nehmen wir an, dass der Ausfall der Bogenradien beim Halbmondtypus, der zur Bildung der „Lichtung“ führt (S. 51), die Verkleinerung der Haken- und der Ausfall der Bogenradien bei der Modifikation C, die die Äste des lockeren Fahnteils verdünnen (S. 55), sowie die Bildung der Reduktionsstruktur bei derselben Modifikation (S. 54, 80), kurz alle stark vom Grundtypus abweichenden Merkmale sekundäre Modifikationserscheinungen sind.

Um alle diese Beobachtungen und Interpretationen zu einer Einheit zusammenzufassen, folgern wir: der ganze Radbezirk ist primär ein Feld mit einheitlichem Muster, das durch sekundäre Faktoren in den Bezirken A—D in verschiedener Weise modifiziert wird. Die Modifikationsprozesse schaffen die grosse Mannigfaltigkeit der Federformen, auf deren optische Wirkung wir in Kapitel VII näher eingehen wollen. Der anschliessende Abschnitt gilt diesen Feldcharakteren.

VI. DIE FEDERFLUR ALS FELDBILDUNG; VERGLEICH VERSCHIEDENER INDIVIDUEN

HOLMES 1935 und GERBER 1939 zeigten, dass beim Huhn die Ausbreitung der embryonalen Anlagen in den verschiedenen Fluren im allgemeinen von bestimmten Zentren ausgeht. Wir haben auf Seite 38 erwähnt, dass in der unteren Rückenflur zuerst eine auf der dorsalen Medianlinie liegende Anlagenreihe auftritt, in der Brustflur entsteht innerhalb jedes der beiden späteren Brustflurschenkel zuerst eine exzentrische, ebenfalls craniocaudal verlaufende Anlagenreihe usw. Von diesen Zentren breiten sich die

Anlagen nach allen Richtungen aus. Die Ausbreitung in caudaler und cranialer Richtung erfolgt stets so, dass zuerst die Fortsetzungen der ersten Federreihe gebildet werden und dann erst die Ausbreitung auf beide Seiten erfolgt, sodass die zuerst entstandenen Anlagen aller Querreihen der späteren Flur (im Falle der Brustflur des späteren Flurschenkels) auf derselben Linie liegen. Nach JUHN und FRAPS 1934, HOLMES 1935, FRAPS und JUHN 1936b bildet diese Linie der ersten Anlagen für das Muster und verschiedene Struktureigenschaften der späteren Adultfeder die Symmetrieachse, auch wenn sie, wie z. B. bei der Brustflur, nicht auf der Medianlinie des Körpers liegt. Die beidseits dieser Symmetrieachse liegenden Adultfedern verhalten sich spiegelbildlich zueinander, ferner nimmt ihr Asymmetriegrad von der Symmetrieachse nach beiden Seiten hin graduell zu.

Aus diesen Verhältnissen wurde geschlossen, dass bei der Determination der Federentwicklung embryonale Feldkräfte wirksam sind, die vom Ort der ersten Anlagenreihe ausgehen.

Die sorgfältige von FRAPS und JUHN 1936b durchgeführte Analyse verschiedener Feldeigenschaften bei Federn einzelner Querreihen der Brustflur von Brown Leghorn zeigte, dass die Längenzunahme der Federn einer Querreihe einen Gradienten bildet, der sich nicht auf dieselbe Symmetrieachse (1. Anlagenreihe) beziehen lässt, sondern für welchen die Medianlinie des Körpers die Symmetrielinie bildet (in der unteren Rückenflur würden allerdings beide Symmetrieachsen zusammenfallen). Aus dieser Tatsache zogen die Autoren verschiedene Schlüsse über die mögliche Wirkungsweise der Feldkräfte, auf die wir hier aber nicht näher eintreten können. Es sei nur festgehalten, dass die *Wirkung verschiedener Feldkräfte* festgestellt wurde, die aber verschiedene Eigenschaften (Muster, allgemeine Symmetrie der Feder einerseits und gesamte Länge andererseits) beeinflussen, sodass nicht von einem *direkten Zusammenspiel* der verschiedenen Kräfte gesprochen werden kann, wie wir dies beim Pfau vermuten müssen (S. 96).

Wir haben in Kapitel III gesehen, dass das Federmuster beim adulten Pfauenhahn im Radbezirk auf beiden Seiten der zuerst entstandenen Anlagenreihe, die wie beim Huhn auf der Medianlinie des Körpers liegt (S. 38), spiegelbildlich gleich ist. Im Bezirk O und im Bezirk A, in welchen relativ wenige sekundäre Veränderun-

gen stattgefunden haben, sodass das Augenummuster der einzelnen Federn noch verglichen werden kann, konnten wir auch feststellen, dass der Asymmetriegrad des Augenumusters von der Medianlinie in lateraler Richtung, in welcher auch die weitere Ausbreitung der embryonalen Anlagen stattfindet, graduell zunimmt.

Für das Augenummuster, das wir als das primäre Muster betrachten, treffen also die beim Huhn gefundenen Gesetzmässigkeiten zu.

Von dieser Verteilung und Symmetrie weichen andere Eigenschaften auffällig ab. Bei deren Determination spielen offenbar andere, nennen wir sie entsprechend *sekundäre* Feldkräfte eine Rolle, die mit der Anlagenausbreitung nichts zu tun haben.

Wie wir in Kapitel III gesehen haben, nimmt im Bezirk A die Ausprägung der sekundären Eigenschaften von einem Maximalpunkt auf der Medianlinie an der Grenze zum Bezirk D nach allen Seiten ab. Aus der Ausbildung der Federn am Rand des Bezirks B kann vermutet werden, dass auch in diesem Bezirk ein auf der Medianlinie gelegener Maximalpunkt vorhanden ist, doch da wir von diesem Bezirk nur einen kleinen Teil untersucht haben, ferner, wie schon mehrfach betont wurde, das Ausmass der sekundären Veränderungen bei den eigentlichen Goldschuppenfedern nicht bekannt ist, können wir nicht mehr als diese Vermutung aussprechen. Im Bezirk C scheinen sich verschiedene sekundäre Felder zu überlagern, für einen Teil der sekundären Eigenschaften (laterale Reduktion, Fransenrand) liegt der Maximalpunkt in der caudo-lateralen Ecke des Bezirks, für die distale Reduktion am cranialen Ende. Eine genauere Analyse der Eigenschaften der Halbmondfedern könnte eventuell auch im Bezirk D sekundäre Gradienten erkennen lassen.

Es scheint also beim Pfau ein kompliziertes System von Feldern zu bestehen, indem ein primäres Grundfeld von sekundären Feldern lokal überlagert wird.

Im Gegensatz zu den beim Huhn vorgefundenen verschiedenen Feldkräften (S. 95) wirken hier primäre und sekundäre Feldkräfte direkt zusammen, sodass die einzelnen Federn Eigenschaften zeigen, die als Resultanten der beiden Wirkungen aufgefasst werden müssen.

Es ist anzunehmen — da wir es mit lebenden Organismen zu tun haben —, dass die Anlagenanordnung und auch die Ausbreitung der Feldkräfte in dem lebenden Substrat individuelle

Unterschiede aufweisen. Da wir nichts über die Beziehung zwischen Feldkräften und Anlagenanordnung wissen, können wir aus dem folgenden Vergleich verschiedener Individuen, der allgemein die Wirkung von Feldkräften sehr schön erkennen lässt, zwar entnehmen, dass die Felder keine starren Gebilde sind; weitere Schlüsse lassen sich aber daraus nicht ziehen.

Da hauptsächlich in den Bezirken A, B und C in der Ausprägung der sekundären Eigenschaften und somit auch in der Form des Farbmusters zwischen benachbarten Federn relativ grosse Unterschiede bestehen, zeigt schon ein grober Vergleich, dass bei den verschiedenen Individuen die Federn gewissermassen an verschiedenen Punkten des Feldes liegen. Es sind kaum 2 entsprechende Federn (dieselbe Nummer) bei 2 Individuen genau gleich ausgebildet, sondern es lassen sich, wenn wir z. B. Männchen A als Ausgangsform wählen, durch die Federn von Männchen B und Männchen C gleichsam die Zwischenräume zwischen den Federn der Ausgangsform ausfüllen. Als Beispiel mag Abbildung 39 dienen, auf welcher Federn der Querreihen V—VII von Männchen B und C nach der Ausbildung der sekundären Eigenschaften zwischen die Federn von Männchen A eingeordnet wurden. Unterschiede der Federn, welche durch seitliche Verschiebungen ausgedrückt werden müssten, wurden bei der Darstellung nicht berücksichtigt. Abbildung 39 zeigt, dass die relative Lagebeziehung zwischen den Federn der verschiedenen Individuen nicht gleich bleibt, sondern dass bei den Längsreihen 6—10 die Feder von Männchen C die caudalste Stelle einnimmt, dann folgt die von A, dann die von B; bei den Federn der Längsreihen 11—15 finden wir die Feder von A an caudalster Stelle, darauf folgt die von C, dann die von B (vgl. Abb. 41 und 42; das Fehlen der Bruchstelle bei den distalen Ästen von V/9, Männchen C, ist auf die Wirkung des Halbmondfaktors zurückzuführen; vgl. V/13 rechte Seite, Abb. 64).

Bei der Querreihe XVIII z. B. finden wir wieder eine andere Beziehung, nämlich an caudalster Stelle die Feder von Männchen A, dann die von B und am cranialsten die von C (Abb. 43).

Auch bei demselben Individuum können sich ähnliche Verschiebungen zwischen entsprechenden Federn der beiden Körperseiten zeigen (vgl. Männchen C V/13 links, Abb. 42, 63 mit Männchen C V/13 rechts, Abb. 40, 64).

Um einen groben Überblick über die Verhältnisse im ganzen

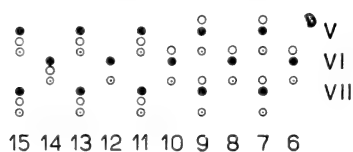


ABB. 39.

Federn verschiedener Individuen, linke Körperseite.

• Männchen A, ○ Männchen B, ◐ Männchen C.

Nr. VI/12 von Männchen C fehlte, als das Tier in unseren Besitz gelangte.

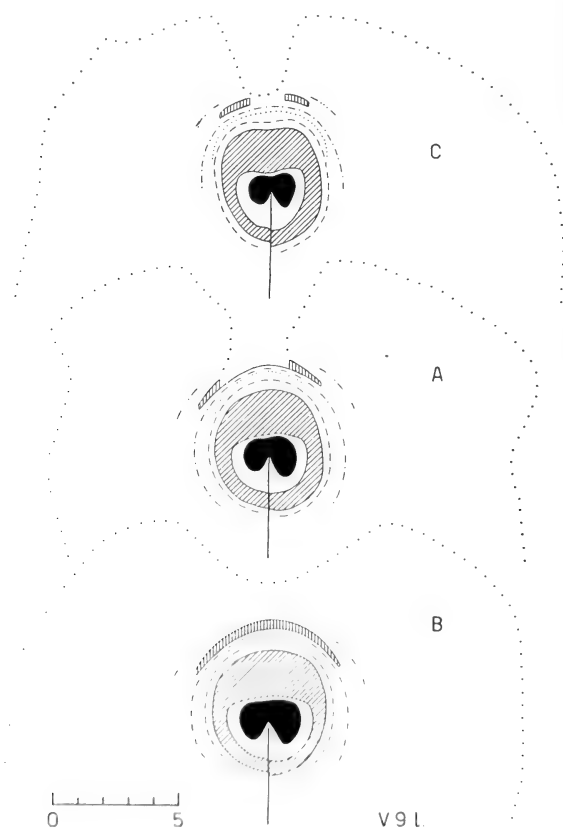


ABB. 41. — ♂ A, ♂ B, ♂ C.

Bei Abb. 41–43:

A Männchen A (ad.),
B Männchen B (ad.),
C Männchen C (ad.).

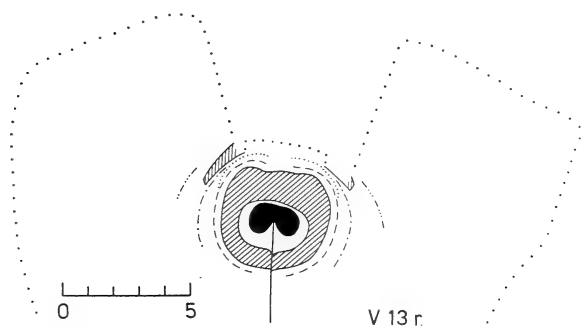


ABB. 40. — ♂ C (ad.).

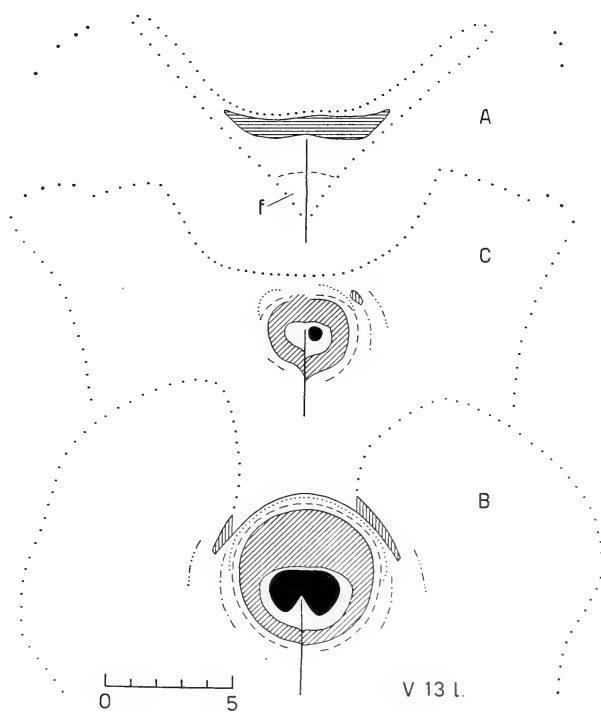


ABB. 42. — ♂ A, ♂ B, ♂ C.

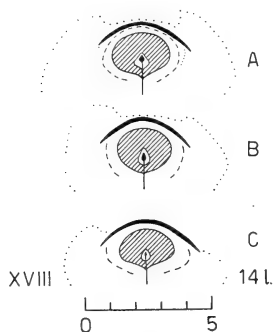


ABB. 43. — ♂ A, ♂ B, ♂ C.

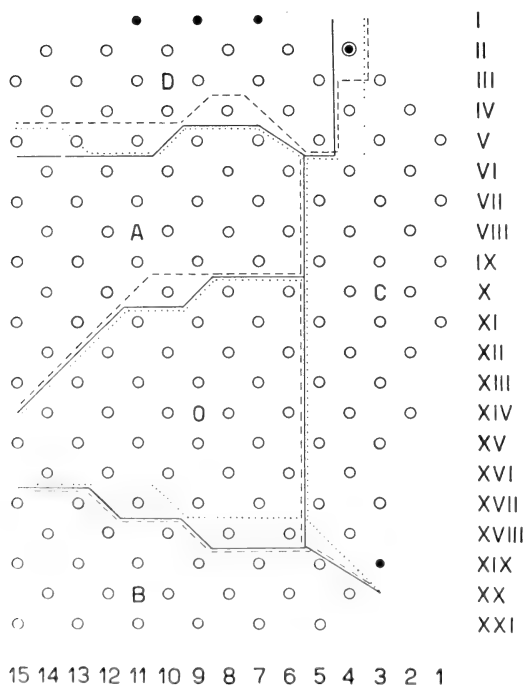


ABB. 44.

Bezirksgrenzen bei Männchen A, B und C, linke Körperseite.

— Männchen A, - - - - - Männchen B, ····· Männchen C.

bei allen Individuen vorhanden,

· nur bei Männchen B vorhanden,

• bei Männchen B und C vorhanden.

Radbezirk zu vermitteln, wurden auf Abbildung 44 nicht die Federn verschiedener Individuen nach ihrem Muster in ein Einheitsfeld eingetragen, da diese Darstellung zu unklar würde, sondern es wurde eine einheitliche Anlagenanordnung angenommen und die Bezirksgrenzen der verschiedenen Individuen eingetragen. Die Zwischenzonen wurden hier nicht angegeben, sondern ihre Federn zu demjenigen Bezirk gerechnet, dem sie nächstehen (vgl. mit Abb. 24).

Diese Darstellung ist überhaupt nur möglich, weil die Zahl der Radfedern bei den verschiedenen Individuen auffällig geringe Schwankungen aufweist. Abbildung 44 gibt also zugleich einen Beweis dieser relativen Konstanz der Federzahl.

Männchen B zeigt caudal die Querreihe Nr. I, die beidseits aber nur je 3 Federn enthält; sie fehlt bei den andern Individuen; diese Reihe (auch nur mit 6 Federn) konnte auch bei Männchen D (aufgespanntes Rad, Abb. 65) festgestellt werden. Ferner zeigen die Männchen B, C und D als neue Feder Nr. II/4, Männchen B zu dem Feder Nr. XIX/3, die aber nur auf der linken Körperseite vorhanden ist. Die übrigen Anlagen sind gleich wie bei Männchen A.

Es konnte gezeigt werden, dass im untersuchten Flurabschnitt eine Reihe verschiedener Felder bestehen. Nach unserer Auffassung wird ein primäres Grundfeld lokal von kleineren, sekundären Feldern überlagert. Nur der Bezirk O ist frei von sekundären Feldeinflüssen. Hier finden wir den Grundtypus, den wir bisher, vom morphologischen Standpunkt aus, als optimale Federform bezeichnet und damit von den verarmten Modifikationen unterschieden haben. Betrachten wir aber die Auswirkung der Feldfaktoren auf das Muster, so ist von diesem Standpunkt aus der Grundtypus als neutral zu bezeichnen, die Modifikationen dagegen als subordiniert.

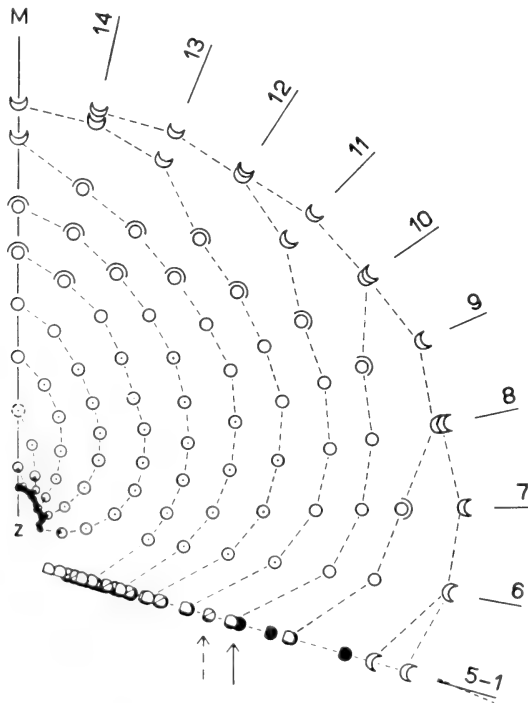
VII. DAS RAD

1. DIE ANORDNUNG DER FEDERN IM RAD.

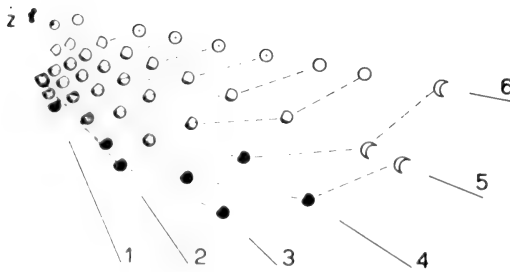
Die grundsätzliche Anordnung der Federn im Rad kann durch die schematische Abbildung 45 deutlich gemacht werden. Die

Abbildungen 65 und 66 geben die natürlichen Verhältnisse wieder.

Abbildung 65 zeigt das rekonstruierte Rad, da es nicht möglich ist, von lebenden radschlagenden Pfauen Photographien zu erhalten, auf welchen alle Federn scharf gezeichnet sind; denn unter



a.



b.

Abb. 45.
Rad von Männchen A.
Erklärung in Text.

natürlichen Verhältnissen liegt das Rad nicht in einer Ebene, sondern seine Randpartie fällt vornüber.

Bei der schematischen Darstellung wurden folgende Vereinfachungen durchgeführt:

1. Der ganze Bezirk der unteren Rückenflur, an welchem die Federn inseriert sind, wurde auf einen Punkt (Z) konzentriert.
2. Die Federn der Längsreihen 15—1 (15 als Medianlinie bezeichnet) wurden auf gerade Radien aufgetragen, während sie in der natürlichen Anordnung auf komplizierteren Kurven liegen.

Diese Vereinfachungen beeinträchtigen in keiner Weise die wesentlichen Eigenschaften des Rades, mit welchen wir uns im folgenden beschäftigen wollen.

Die verschiedenen Federtypen werden durch die gleichen Signaturen wie auf Abbildung 24 repräsentiert (vgl. Tab. III).

Vom Mittelpunkt (Z), bis zu welchem auf Abbildung 45a die Symmetrielinie (M) des Rades ausgezogen ist, wurde die Länge aller Federn abgetragen und um den Endpunkt der Strecke die Signatur für den betreffenden Federtyp gezeichnet. Auf den Radien M und 14—6, die alle denselben Winkel einschliessen, sind jeweils die Federn der entsprechenden Längsreihe (15—6) aufgetragen. Die längste Feder jedes Radius ist die am caudalsten inserierte Feder der betreffenden Längsreihe (Querreihe II oder III), die zweitlängste die Feder der nächstfolgenden Querreihe usw. (vgl. mit Abb. 38). Auf dem Radius 5 (durchbrochener, die Linie 5—1 kreuzender Strich) liegen nur die Federn XIX/5 und XXI/5, auf dem Radius 4 liegt nur XX/4 (Radius 4 auf Abb. 45a nicht angegeben, vgl. mit Abb. 45b). Alle übrigen Federn der Längsreihen 5—1 liegen auf der Linie 5—1 (ausgezogene Linie). Damit die Anordnung den natürlichen Verhältnissen möglichst genau entspricht, wurde die Linie 5—1 etwas flacher gelegt als der Radius 5.

Da viele der auf Linie 5—1 liegenden Federn teilweise oder ganz verdeckt sind, soll ihre Anordnung durch Abbildung 45b veranschaulicht werden. Diese Anordnung ist nie verwirklicht, auch nicht während der Ausbreitung oder beim Zusammenfallen des Rades. Bei dieser Darstellung wurden die Federn der Längsreihen 5—1 auf Radien aufgetragen, welche denselben Winkel wie die Radien 15—6 einschliessen. Denkt man sich die Radien 5—1 fächerartig zusammengeschoben und zwar so, dass die Federn des

Radius 1 unter diejenigen des Radius 2 zu liegen kommen, diejenigen von 2 unter 3 usw., so entsteht praktisch die Anordnung, die sich auf der Linie 5—1 von Abbildung 45a zeigt. Eine ganz leichte, hier unwesentliche Verschiebung der Federn gegeneinander von der zusammengeschobenen Anordnung auf Radius 5 zur Anordnung auf der Linie 5—1 ergibt sich natürlich dadurch, dass die Linie 5—1 etwas flacher verläuft als der Radius 5, wir aber in beiden Fällen die Länge der Feder von Punkt Z aus abtrugen.

Es wurden auf Abbildung 45 nur die Federn bis und mit Querreihe XXI eingezeichnet. Daher ist vom „Goldschuppenfeld“ im Zentrum des Rades nur der distale Rand vorhanden. Der Vergleich mit den Abbildungen 65 und 66 zeigt, dass sich dieses Goldschuppenfeld fast bis zur innersten Feder der Linie 5—1 nach unten fortsetzt.

Im natürlichen Rad ordnen sich die Federn nicht in unsere Radien, die, wie wir schon erwähnt haben, in Wirklichkeit geschweift und recht schwer zu verfolgen sind, sondern es fügen sich die einzelnen Augenpunkte und Halbmonde in ein System von spiralförmigen Linien ein, die auf Abbildung 45a und b als durchbrochene Linien angedeutet wurden (vgl. Abb. 65 und 66). Abbildung 65 zeigt klar, dass die Linien über die Symmetrieachse hinaus auf der anderen Seite des Rades fortgesetzt werden können. Anhand dieser Linien kann die Identität jeder Radfeder leichter festgestellt werden als durch Verfolgen der Radien. Die Bestimmung der Insertionsorte aller Federn, die z. B. auf der obersten, die Symmetrieachse (M) erreichenden Spirallinie liegen, zeigt, dass diese Spirallinie der Diagonalreihe III/15—XV/3 entspricht (vgl. Abb. 24). Auf der nächstinneren Spirallinie liegen die Federn der Diagonalreihe V/15—XVII/3 usw. Die Fortsetzung der Diagonalreihe auf der andern Körperseite entspricht der Fortsetzung der Spirallinie, die wir auf Abbildung 65 feststellen können.

Auf Abb 45a wurde die Spirallinie vom äussersten Halbmond der Linie 5-1 bis zu demjenigen des Radius 6 angegeben, auf Abb. 45b wurde sie weggelassen. Diese Linie muss nach der Ordnung des Systems zur halbjugendlichen Feder Nr. II/6 führen, deren Länge wir aber nicht kennen, da sie noch nicht ausgewachsen war, als wir den Pfau erhielten. Es ist aber anzunehmen, dass diese Feder wie Nr. V/1 nicht die volle Adultlänge erreichen dürfte. Die Linie auf Abb. 45a ist also, wenigstens für dieses Individuum, eine theoretische. Bei andern Individuen dagegen steht Nr. II/6 tatsächlich am Endpunkt der Linie, oder an vorletzter

Stelle, wenn noch Nr. 1/7 vorhanden ist wie z. B. bei Männchen D und Männchen B (vgl. Abb. 44).

2. DAS RAD ALS ORNAMENTALE FIGUR.

Das Pfauenrad ist von der naiven Anschauung immer als eine Art „Kunstgebilde der Natur“, als eine in sich geschlossene Bildung aufgefasst worden. In der Tat fügen sich die einzelnen Federn im Rad zu einer erstaunlich abgeschlossenen, ornamentalen Figur zusammen. Die Einzelfedern treten darin als Komponenten eines übergeordneten Musters auf, ihre Gestalt und Musterung erfährt Modifikationen, die nur im Hinblick auf ihre Mitwirkung am Gesamtmuster verständlich sind. Diese Eigenart mancher Federn ist bisher in den Untersuchungen über Federmuster wenig beachtet worden; im Vordergrund standen immer Federeigenschaften, die der Einzelfeder als Eigensystem zukommen. Nur in geringem Mass sind Feldcharaktere dieser Einzelfeder untersucht worden. Aber auch diese Untersuchung beachtete vor allem primär feldartige Merkmale (Asymmetrie usw.), die infolge eines allgemeinen Entwicklungsprinzips den meisten, wenn nicht allen, Federn zukommen, wie überhaupt das Finden allgemeiner Entwicklungsfaktoren bei der Analyse der Federbildung im Vordergrund stand.

SUEFFERT (1929) hat bei Insekten auf „bildhafte Muster“ hingewiesen, die aus relativ unabhängig entstehenden Elementen komponiert sind. PORTMANN (1948a) hat bei einer grossen Zahl von Tierformen auf die Besonderheit solcher „bildhafter“ Erscheinungen aufmerksam gemacht. Das Pfauenrad als eines der seltensten und reichsten „bildhaften“ Muster, verdient eine besonders eingehende Prüfung von diesem Gesichtspunkt aus.

Das Rad besteht aus Elementen (Einzelfedern), von denen je des in einem grossen Bezirk je ein abgeschlossenes Muster aufweist, das ihm einen hohen Eigenwert (PORTMANN 1948a) verleiht. Aber diese elementare Struktur erfährt vielerlei „funktionelle“ Abwandlungen im Dienste des visuellen Musters.

Vielleicht ist ein Wort zum Begriffe der „Funktion des visuellen Musters“ hier am Platz.

Die Tatsache, dass den Zeichnungsmustern eine visuelle Funktion zukommen kann, ist heute allgemein anerkannt. Die Verhal-

tensforschung hat an einer Anzahl von Beispielen gezeigt, dass optische Organe im Sozialleben einer Art eine bedeutende Rolle spielen können. Bei diesen Sozialfunktionen sind aber stets nur wenige ausgewählte Merkmale wesentlich. Auch können Muster als Schutz-, Warn- oder Täuschungsmittel dienen. Nun vermag der Nachweis dieser Funktionen der Muster wohl allgemein deren visuellen Charakter zu erklären, die besonderen Einzelheiten ihrer Gestaltung aber gehen stets über ihren physiologischen Wert hinaus. „Jede vertiefte Untersuchung von Merkmalen der Erscheinung . . . führt dazu, neben den Rollen der elementaren Erhaltung oder der Stiftung von sozialen Beziehungen in der Ausgestaltung der erscheinenden Glieder auch einen besonderen Formwert zu erkennen“ (PORTMANN 1953). Dieser **Formwert** der äusseren Erscheinung steht in Beziehung zur **allgemeinen Organisationshöhe** des Organismus, für welche die vergleichende Morphologie objektive Masstäbe zu finden sucht. Der Vergleich der Indices der Hirnteile ermöglicht eine Annäherung an ein solches Mass (PORTMANN 1947, 1948a, b, WIRZ 1950).

Die besonderen Eigenschaften der äusseren Gestalt, die das funktionell Notwendige überschreiten, erfahren von den niederen zu den höheren Formen charakteristische Wandlungen. Als Beispiel sei hier die Lage des Musters bei den Wirbeltieren erwähnt, die sich bei den höheren Formen mehr gegen Kopf- und Schwanzpol verschiebt (PORTMANN 1948a, b). Diese Eigenschaften verleihen der Erscheinung des Organismus einen besonderen Sinn, der von PORTMANN (1948a) als „Darstellungswert“ bezeichnet wurde. Der Darstellungswert ist eine Eigenschaft der „Erscheinung“, der Formwert ist eine Eigenschaft jedes Organs, sowohl der äusseren als auch der inneren Organisation; d. h. nur der Formwert von Organen, die an der äusseren Gestalt teilnehmen, hat Anteil am Darstellungswert.

Wenn wir im folgenden von „Funktion“ der verschiedenen Elemente des Musters reden, so meinen wir nicht die elementare physiologische Funktion von Federn, sondern deren rein formalen Wert, der erst nach der Einordnung in das Gesamtbild verstanden werden kann und der die ornamentale Wirkung des Gesamtmusters steigert und seinen Darstellungswert erhöht.

Bevor wir den Versuch unternehmen, diese Funktion der

verschiedenen Federtypen aufzuzeigen, sei eine nomenclatorische Einteilung der einzelnen Bildelemente des Rades gegeben:

In der Mitte liegt das kompakte Radzentrum oder Goldschuppenfeld, darum herum sind im Radmittelfeld die Augen gleichmässig verteilt, gegen oben und auf beiden Seiten bilden die Halbmondfedern den oberen Abschlussrand, unten findet sich der aus Lateralfedern bestehende untere Abschlussrand.

Es decken sich die Grenzen dieser Bezirke nicht überall mit den auf Abbildung 24 angegebenen Grenzen, welche die verschiedenen Federtypen voneinander sondern. Wir wollen deshalb auf Abbildung 24 den Verlauf der neuen Grenzen kurz verfolgen, auf deren Einzeichnung um der Klarheit der Darstellung willen verzichtet wurde.

Die Grenze zwischen Goldschuppenfeld und Radmittelfeld verläuft cranial von den mit einem schwarzen Kreissektor versehenen Federn des Bezirks B. Die einzige Ausnahme bildet Nr. XVIII/14, die schon in das Goldschuppenfeld einbezogen wird. Die Grenze zwischen unterem Abschlussrand und Radmittelfeld folgt im cranialen und mittleren Teil der Flur der Grenze, die den Bezirk C von den Zwischenzonen trennt, caudal weicht sie etwas ab, indem Nr. IV/4 und III/3 noch zum unteren Abschlussrand zu rechnen sind. Den oberen Abschlussrand liefern die Halbmondfedern (inkl. V/5).

a) Radmittelfeld.

Das Mittelfeld enthält vor allem Federn des Grundtypus und der Modifikation A (Abb. 45a). Die Federn des Grundtypus liegen im inneren Teil des Feldes, der äussere ist von der Modifikation A besetzt. Gegen den oberen Abschlussrand hin prägt sich bei der Modifikation A die Bruchstelle und damit die Verkürzung und Verdünnung der distalen Äste der lockeren Randzone immer deutlicher aus bis zur äussersten Partie des Mittelfeldes, die vorwiegend aus „Augenbrauenfedern“ besteht, der Maximalform der Modifikation A, welcher oberhalb des kompakten Auges die lockere Randzone fehlt (vgl. Abb. 6, 7, 49).

Abbildung 66 zeigt, wie die Wirkung der einzelnen Augen durch die Farbränder beträchtlich erhöht wird. Der 1. hellgrün-goldene Randstreifen, der intensiv schillert, bildet gewissermassen die Fassung des Auges, der weniger intensiv schillernde dunkel-

grüne Randstreifen 3, der wesentlich dunkler ist als die Grundfarbe der Feder, erhöht den Kontrast zwischen dem hellen Randstreifen und dem Untergrund.

Sehr schön tritt auf Abbildung 66 auch zutage, wie im inneren Teil des Mittelfeldes die einzelnen Augen vor einem Netzwerk von Ästen stehen, das durch die vielfach übereinandergelegten Federn gebildet wird. Diese Äste schillern alle in der grüngoldenen Grundfarbe der Feder, welche sich auch in der lockeren Randzone findet. Im Gegensatz dazu ist im äusseren Teil des Mittelbezirks das Netzwerk stark aufgelockert, sodass viele Federspitzen über die relativ kompakte Struktur des Rades herausragen¹.

Im inneren Teil des Mittelfeldes stehen die Augen vor einem Netzwerk, das einen gleichförmigen Hintergrund bildet. Im äusseren Teil des Mittelfeldes ist der distale Rand des Auges durch die Modifizierung deutlicher gemacht, indem es nicht nur durch die Farbe, sondern auch durch die Form abgegrenzt wird. Nur dadurch, dass das Netzwerk hier fehlt oder stark reduziert ist, kann dieser Effekt entstehen.

Die Ausbildung einer Bruchstelle und die Reduktion der lockeren Randzone im inneren Teil des Mittelbezirks hätten keinen visuellen Effekt, da der gleichfarbene netzförmige Hintergrund die Lücken ausfüllen und jede Wirkung aufschlucken würde.

Wir haben begründet (S. 73), dass der Abbau der lockeren Randzone bei der Modifikation A entwicklungsphysiologisch als eine sekundäre Erscheinung aufgefasst werden muss und sehen nun, dass diese sekundären Prozesse erst im Hinblick auf die Stellung der Federn im Rad sinnvoll werden.

b) *Radzentrum (Goldschuppenfeld).*

Die innersten Federn des Radmittelfeldes leiten über zum Radzentrum, das als ein kompakter „Kern“ von schuppenartiger Struktur in der Mitte des Rades liegt (Abb. 66).

Wir haben auf Seite 75 ff. und Seite 91 dargelegt, dass nach unserer Auffassung bei den Goldschuppen ähnlich wie bei der

¹ Das Rad auf Abb. 65 ist nicht von derselben Wirkung wie ein freistehendes, da sich von der weissen Wand die Äste der äussersten Federn viel stärker abheben, als dies im Freien der Fall ist, sodass dadurch die Wirkung der Augen zurücktritt.

Modifikation A die lockere Randzone sekundär abgebaut wird und dass ferner die Feder eine sekundäre Stauchung erfährt (Verringerung sowohl der Astanzahl als auch der Abstände zwischen den Ästen), sodass neben der durch beide Prozesse bewirkten Verkürzung der Feder (vgl. Tab. IV und IVa) auch noch eine Steigerung ihrer Kompaktheit erfolgt. Eine weitere sekundäre Erscheinung ist der schwarze Samtrand, der die intensiv golden schimmernden Federn umsäumt.

Im Hinblick auf die optische Wirkung ist die Feder durch zwei der sekundären Prozesse (Abbau der Randzone und Stauchung) gleichsam zu einer „Schuppe“, zu einem kompakten Bestandteil des Zentrums „konzentriert“ und „zurechtgestutzt“. Durch den Samtrand werden die Federn einzeln hervorgehoben und ihr schuppenartiger Effekt erhöht.

Wir haben auf Seite 92 die Vermutung ausgesprochen, dass die Verarmung des Auges im Goldschuppenbezirk durch sekundäre Prozesse beschleunigt sein könnte. Bei der Anordnung im Rad zeigt sich, dass die noch relativ gut ausgebildeten Augen am Rand des Bezirks (vgl. Abb. 16) teilweise durch Nachbarfedern überdeckt sind. Das Auge verliert also seine optische Funktion, und in diesem Zusammenhang gesehen, erscheint die Beschleunigung der Verarmung sinnvoll.

c) Oberer Abschlussrand.

Im oberen Abschlussrand wird durch die Reduktion der distalen Äste und das verstärkte Längenwachstum von Schaft und proximalen Ästen des 1. Schubes (Abb. 34, vgl. S. 79, 94) der kompakte Federteil zu einem schmalen Halbmond umgebildet (Abb. 42, 59). Die „Lichtung“ an der Basis des Halbmondes, die durch Ausfall der Bogenradien entsteht (Abb. 34, 42), trägt dazu bei, den kompakten Federteil möglichst auf einen Querstreifen zu beschränken. Das runde Auge, mit der neuen Form unvereinbar, verschwindet, ein neues Farbmuster (quergestellter schwarzer Fleck) tritt auf, das ebenfalls dazu beiträgt, die hervorgehobene Streifenwirkung zu verstärken.

Betrachtet man den oberen Abschlussrand im Gesamten, so fällt auf, in welcher vollkommener Weise auch die Längen der Halbmondfedern darauf abgestimmt sind, dem Rad gegen aussen

eine möglichst abgeschlossene runde Form zu geben. Es zeigt sich, dass die geringe Zunahme der Federlänge von Querreihe IV zu III und die Abnahme von III zu II (vgl. Abb. 38 mit Abb. 45a und Abb. 65) keine zufälligen Erscheinungen sind.

Eine weitere Besonderheit ist der Sprung der Federlänge vom Bezirk A zum Bezirk D (Abb. 38). Wir haben auf Seite 94 die Vermutung ausgesprochen, dass dieser Sprung mit dem stärkeren Längenwachstum des Schaftes und der entsprechenden proximalen Äste es 1. Schubes zusammenhängen könnte. Die Querstreifen im Rad werden dadurch von der nächsten Reihe der Augen weiter entfernt.

Die Halbmondfedern bilden einen (unvollständigen) Rahmen um das Rad, der etwas von der Gesamtheit der Bildpunkte (Augen) abgerückt ist. Einige der besonderen Eigenschaften der Halbmondfedern konnten wir auf sekundäre Modifikationsprozesse zurückführen (cf. S. 93), während wir bei anderen nicht wissen, ob sie sekundäre Modifikationserscheinungen sind.

d) *Unterer Abschlussrand.*

Bevor wir die ornamentale Wirkung der Federn des unteren Abschlussrandes näher betrachten, müssen wir die Darstellung auf Abbildung 45a mit derjenigen auf Abbildung 65 vergleichen, da Abbildung 45 infolge der Schematisierung nur einen unvollständigen Eindruck der Verhältnisse vermittelt, und da ferner auch die Verfälschung im vereinfachten Schema (S. 103) hier am deutlichsten zutage tritt. Zunächst zeigt der Vergleich, dass die Lücken, welche auf Abbildung 45a zwischen den einzelnen Federn auftreten, in Wirklichkeit überbrückt sind durch den langen Fransrand der auf der Aussenseite der Lücken endenden Federn.

In der Zusammenstellung auf Tabelle VI sind in der 1. Kolonne die auf Abbildung 45a (Männchen A) sichtbaren Federn aufgeführt, wie sie von innen (Radzentrum) nach aussen auf der Linie 5 : 1 aufgereiht sind. Um die Orientierung zu erleichtern, wurden die teilweise von Nachbarn überdeckten Federn nicht unterstrichen, die nicht überdeckten durch Unterstreichen gekennzeichnet. In der 2. Kolonne wurden diejenigen Federn von Männchen D (Abb. 65) zusammengestellt, welche im Abschlussrand noch als Individuen (meist als einzelne Augen) hervortreten; auch hier

TABELLE VI UND VI A.

Im unteren Abschlussrand sichtbare bzw. als Individuen hervortretende Federn auf Abb. 45a (Männchen A) und Abb. 65 (Männchen D).

VI		VI A		
Männchen A	Männchen D	Männchen D		
		5	4	3
<u>XVII/3</u>	XVII/3			
<u>XVIII/4</u>	XVIII/4	XVII	XVIII	XVII
<u>XIV/2</u>		XV	XVI	(XV)**
<u>XV/3</u>	(XV/3)**	XIII	XIV	
<u>XVI/4</u>	XVI/4	XI	XII	
<u>XVII/5</u>	XVII/5	IX	X	
<u>XIII/3</u>		VII	VIII	
<u>XIV/4</u>	XIV/4	V	VI**	
<u>XI/3</u>				
<u>XV/5</u>	XV/5			
<u>XII/4*</u>	XII/4			
<u>VIII/2</u>				
<u>IX/3</u>				
<u>XIII/5</u>	XIII/5			
<u>X/4</u>	X/4			
<u>VI/2</u>				
<u>XI/5</u>	XI/5			
<u>IV/2</u>				
<u>VIII/4</u>	VIII/4			
<u>IX/5</u>	IX/5			
<u>V/3</u>				
<u>VI/4***</u>	VI/4***			
<u>VII/5</u>	VII/5			
<u>III/3</u>				
<u>IV/4</u>				
	V/5			

* Nur wenig verdeckt, ** Auge nur halb sichtbar, *** kein Auge.

gehen wir von innen nach aussen. Es zeigt diese Liste, dass alle auf Abbildung 45a als stark verdeckt erscheinenden Federn bei der natürlichen Anordnung von Männchen D gar nicht zutage treten, dass die Reihenfolge der sichtbaren Federn aber gleich ist.

Der Unterschied zwischen den beiden Individuen wird natürlich dadurch bewirkt, dass auf Abb. 45a nur die Spitzen der Federn gezeichnet wurden. Ferner sind die von den zuäusserst auf der Linie liegenden Augen mehr oder weniger verdeckten Fransenrandfedern von Männchen A noch auf der Liste aufgeführt, während die entsprechenden Federn von Männchen D als nicht hervortretend zu beurteilen sind, wenn ihre Spitzen auch über die darüberliegenden Augen hinausragen. Natürlich müssen wir auch damit rechnen, dass bei einem Individuum eine Feder sich noch zeigt, während sie beim anderen verdeckt ist usw. Da es uns hier darum geht, das allgemeine Prinzip der Anordnung zu zeigen, können wir uns auf die Verhältnisse bei Männchen D stützen.

Es sei noch erwähnt, dass die Feder Nr. V/5 bei Männchen D noch zum unteren Abschlussrand zu rechnen ist, sie trägt ein Auge und einen kleinen lockeren Fransenrand (äusserstes Auge des Randes), während sie bei Männchen A als Halbmond ausgebildet ist (vgl. Abb. 24 mit Abb. 44).

Stellt man die als Individuen hervortretenden Federn von Männchen D nach Längsreihen zusammen, so ergibt sich die Liste auf Tabelle VIa. Alle auf dieser Liste aufgeführten Federn zeigen ein wohlausgebildetes Auge, die einzige Ausnahme bildet Nr. VI/4. Es ist dies diejenige Feder, welche auf Abbildung 65 zwischen dem 2. und 3. Auge steht (von aussen nach innen gezählt). Sie hat offenbar die Funktion, den Fransenrandstreifen fortzusetzen, der von der unter dem 2. Auge liegenden Feder (III/3) nur bis ungefähr zur Mitte der Lücke zwischen den beiden Augen geliefert wird.

Denken wir uns nun alle augentragenden Federn der obersten Schicht des Abschlussrandes entfernt, dann finden wir eine durch die übrigbleibenden Federn der Längsreihe 1—3 gebildete Unterlage, einen kompakten Streifen aus Fransenrandstruktur, der nur gegen den äusseren Teil des Rades etwas lockerer wird und etwa eine Lücke aufweist, die dann aber durch die Federn der Oberschicht geschlossen wird. Auf der oberen, gegen das Rad gerichteten Seite dieses Fransenrandstückes sitzen einige Augen von recht hässlicher Form; es sind dies die mehr oder weniger „zusammengedrückten“ und verarmten Augen der Längsreihen 3 und 2 (vgl. Abb. 21—23), die sich trotz des Fransenrandes und der anderen sekundären Veränderungen gleichsam noch auf der Feder zu halten vermochten. Diese Augen sind nicht „zum Anschauen“ geschaffen; die Funktion der Federn der Längsreihen 3—1 ist zweifellos die Bildung der kompakten Fransenrandunterlage, auf

welcher die Federn der Längsreihe 4 und 5 mit ihren besser geformten Augen aufsitzen. Auch diese zeigen einen gewissen Fransenrandanteil, bei der Reihe 5 ist er allerdings klein und von sehr lockerer Struktur (vgl. S. 65, Abb. 19, 20, 55), die caudalen Federn der Reihe 4 zeigen aber ein recht beträchtliches und kompaktes Stück (Abb. 18), das zum Teil die oben erwähnten Lücken in der Unterlage auszufüllen bestimmt ist. Auch die Federn der Oberschicht können also dazu beitragen, die Unterlage zu verstärken, entfernt man aber die Unterlage, so vermögen die Oberschichtfedern nur einen sehr lockeren lückenhaften Rand zu bilden.

Folgendes Beispiel zeigt deutlich, dass beide Funktionen, nämlich Bildung der Unterlage und Bildung der Oberschicht, sowohl von zwei verschiedenen als auch von einer Feder übernommen werden können. Die beiden Federn Nr. V/3 und IX/5, auf welche auf Abb. 45a ein Pfeil gerichtet ist (Pfeil ausgezogen), bilden, im Rad miteinander kombiniert, einen Fransenrandstreifen, der mit einem Auge endet (vgl. Nr. V/3 und IX/5 auf Abb. 19 und 21). Feder IX/5 trägt nur das Auge, ihr Fransenrand ist klein, ganz locker und erzielt nur eine geringe Wirkung (vergleichbar mit XIII/5, Abb. 55). Der Fransenrandanteil wird von V/3 geliefert. Die nächstinnere Feder des unteren Randes Nr. VIII/4, Abb. 18, auf welche auf Abb. 45a ein durchbrochener Pfeil gerichtet ist, bildet auch einen Fransenrandstreifen, der mit einem Auge endet: sie stellt also selbst beide Elemente des Musters.

Dieselben Verhältnisse zeigt auch Männchen D (Abb. 65): der Fransenrand, der sich vom dritten Auge (von aussen gezählt) gegen das Radzentrum hinzieht, stammt von V/3, deren Spitze unter dem Auge (IX/5) verborgen ist. Das vierte Auge VIII/4 zeigt ebenfalls Auge und Fransenrand, letzterer ist allerdings nur über eine kurze Strecke sichtbar.

Die sekundäre Umgestaltung der Lateralfedern zu den verschiedenen Endformen entspricht den verschiedenen Funktionen, die diesen Federn im Rad zukommen.

1. Die Modifikationsprozesse an den Federn, welche sich zur Fransenrandunterlage zusammenfügen, scheinen darauf gerichtet zu sein, möglichst kompakte, möglichst lange Längsbänder hervorzubringen (Abb. 58): Auf der Lateralfahne wird der kompakte Teil stark verlängert und die Äste auf einen schmalen Streifen verkürzt, die lockere Randzone fällt weg, nur auf der Medianfahne bleibt ein Horn erhalten, das die Fortsetzung des Längsstreifens bildet. Die proximal vom Horn inserierten Äste der Medianfahne werden zu dünnen, kaum sichtbaren Fäden. Das runde Auge, wie

beim Halbmond mit der neuen Form nicht mehr vereinbar, verschwindet. Wie beim Halbmondtypus findet sich auch hier eine „Lichtung“ in der kompakten Lateralfahne, die durch Ausfall der Bogenradien an der Basis der proximalen Fransenrandäste gebildet wird (Abb. 35, 58) und dazu beiträgt, die Bandwirkung des Fransenrandes zu erhöhen. Auch Verkleinerung und Ausfall der Strahlen bei den proximal vom Fransenrand inserierten Ästen lassen den Fransenrand stärker hervortreten.

2. In der Oberschicht sind eine Anzahl Augen dicht aufgereiht zu einer Kette. Bei den Federn, die diese Augen tragen, fehlt ein grösserer oder kleinerer Teil der lockeren Randzone auf der Distal-seite; bei der Extremform fehlt soviel, dass das Auge am Rand der Feder steht (vgl. XVII/5, XVII/3, Abb. 20, 23). Diese Reduktion der lockeren Randzone wird durch die erste Faktorengruppe hervorgebracht (S. 82). Die sekundären Modifikationsprozesse sind darauf gerichtet zu bewirken, dass der lockere Fransenrand einer Feder das Auge seiner nahen Nachbarin nicht überdeckt.

Diese Ausführungen zeigen, dass sich die beiden Endformen (Fransenrand ohne Auge und Auge ohne lockere Randzone) des Bezirks C sowie die zahlreichen Zwischenformen, die nach unserer Auffassung durch das Zusammenwirken verschiedener sekundärer Modifikationssysteme entstanden sein müssen (S. 80 ff.), sich zusammenfügen zu einem mit einer Reihe von Augen besetzten Band. Eingeordnet in das Rad bildet es den unteren Abschlussrahmen. Dieses untere Abschlussband kann wohl als die „raffinierteste Konstruktion“ des Rades bezeichnet werden.

Wir haben bisher nicht nach einer visuellen Funktion der Frassspuren gefragt, obwohl sie bei den verschiedenen Federtypen (Grundtypus, Lateralfedern) in grosser Zahl zu finden sind. Aus der Tatsache dass bei Halbmondtypus Modifikation A und B weniger Frassspuren vorkommen, bei den Typen also, bei welchen eine beträchtlich stärkere Reduktion von Federelementen einsetzt als beim Grundtypus, könnte vermutet werden, dass die Frassspuren auf den Ästen des Grundtypus gewissermassen Nebenerscheinungen sind, denen keine besondere Funktion zukommt, Spuren einer schwachen, nicht mehr lokalisierten Wirkung der Reduktionsfaktoren, die in den Bezirken A und B stärker und lokalisiert wirken. (Wir haben ja z. B. S. 48 gesehen, dass sich an den Bruchstellen dieselbe rudimentäre Ausbildung der Radien zeigt wie bei den Frassspuren; nicht sehr deutlich ausgeprägte Bruchstellen könnten als eine Ansammlung von Frassspuren aufgefasst werden. Ferner könnten sich auch im Bezirk der steilgestellten Strahlen, den wir auf den distal

vom schwarzen Samtrand liegenden Astfortsetzungen feststellen — cf. S. 50 — nur leicht ausgeprägte Frassspuren angesammelt haben.) Gegen einen solchen Zusammenhang spricht die Tatsache, dass bei den Lateral-federn trotz ihrer starken, lokalisierten Reduktion sehr viele Frassspuren auftreten. Immerhin wissen wir nichts über mögliche Unterschiede der Reduktionsfaktoren in den verschiedenen Bezirken. Wir vermuten aber, dass auf dem Fransenrand die Frassspuren keine zufälligen Nebenerscheinungen sind; allerdings scheinen sie zunächst der Bandbildung entgegenzuwirken, indem sie die kompakte Fläche auflockern. Sie schaffen aber dadurch, dass sie die Gesamtfläche in viele winzige Einzelflächen auflösen, ein reizvolles Spiel von Reflexen, von dem Abbildung 58 einen Eindruck vermitteln dürfte.

Wir kamen in den vorangegangenen Kapiteln zur Auffassung, der Grundtypus sei die primäre, in allen Follikeln latent enthaltene Federform des Rades, die Modifikationen seien sekundäre Abwandlungen dieser Grundform. So haben wir als sekundär erkannt: Reduktion von Ästen, Ausfall und Vermehrung von Ästen, Stauchung und Verlängerung der gesamten Feder, Umformung und Reduktion des Musters.

Wir haben in diesem Abschnitt gezeigt, wie diese Modifikationen im Rad angeordnet sind und ferner haben wir darauf hingewiesen, wie die auf diese Weise angeordneten modifizierten Federn den visuellen Effekt des Rades erhöhen.

Wie wir im Kapitel VI ausgeführt haben, mussten wir aus den Verhältnissen beim Pfau auf das Vorhandensein verschiedener Felder schliessen, die zu den beim Huhn vorgefundenen Feldern hinzukommen und auch von diesen verschieden sind. Die für die Modifikationen verantwortlichen Felder erscheinen ebenso wie die Modifikationen erst sinnvoll, wenn man ihre Wirkung im Rad betrachtet.

Wir sind der Auffassung, dass diese Durchstrukturierung des ganzen Radmusters und daher auch die komplizierte Verteilung der Modifikationen in der Rückenflur ein Ausdruck der Ranghöhe, und hoher morphologischer Wertigkeit dieses Organs sei.

Bei den höheren Formen der Wirbeltiere ist stets der *K o p f p o l* und in geringerem Masse auch der *S c h w a n z p o l* durch besondere Merkmale ausgezeichnet (PORTMANN 1948b). Es mag auf den ersten Blick wohl scheinen, dass der Pfau, der unter die höheren Formen der Wirbeltiere einzuordnen ist, eine Ausnahme von dieser Regel bilde, indem die besondere formale Ausgestaltung

beim Schwanz beträchtlich weiter getrieben ist als beim Kopf. Doch ist der Pfau zu denjenigen Formen zu zählen, bei welchen die besonderen Bildungen des Schwanzes „in voller Entfaltung bei den Schauaktionen ganz neue überraschende Figuren zu gestalten haben, die dem ganzen Vogel eine völlig neue Gestalt verleihen, und bei denen gerade in solchen Momenten eine Beziehung zum Kopfpol auftritt“ (PORTMANN 1948b). Der strahlend blaue Hals wird dreieckförmig und hebt sich mit Kopf und Krönchen kontrastreich ab von der ovalen goldenen Schuppenplatte in der Radmitte. Durch die Farbgebung wird auch die Plastik des Körpers herabgesetzt: das Schuppenfeld tritt infolge seiner warmen Goldfärbung optisch hervor, der blaue Hals dagegen tritt optisch zurück, wodurch Kopf, Hals und Rad in eine Ebene gedrängt werden. Die Gesamtwirkung ist so, dass die Aufmerksamkeit des Beobachters auf den Kopfpol geführt wird.

Die Männchen vieler anderer Arten ändern ihre Gestalt in ähnlich bemerkenswerter Weise, wenn sie in Balz- oder Drohstimmung kommen (z. B. Paradiesvögel, Leierschwanz, *Centrocercus*). So entstehen neue Formen, die von den in anderen Stimmungen angenommenen Gestalten völlig abweichen.

Im Sinne von Portmann haben die Gestalten solcher Arten einen höheren Darstellungswert als diejenigen von Arten, welche ihre wechselnde Stimmung nicht durch solche Gestaltänderungen ausdrücken.

ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wird zunächst die Anordnung der Federanlagen in der untern Rückenflur von *Pavo cristatus* L. untersucht. Sie weicht von derjenigen der Hühner ab. Es wird angenommen, diese Abweichung stehe mit dem Rad in Zusammenhang. Eine weitere Besonderheit des Radbezirks stellen die Pelzdunen dar, die in dieser Flur bei anderen Hühnervögeln fehlen. Ihr Auftreten steht in Zusammenhang mit der besonderen Ausbildung der Konturfeder beim adulten Hahn, welche zweifellos mit dem Rad zusammenhängt: die zusätzlichen Dunenfedern übernehmen die Funktion, die sonst dem Dunenteil der Konturfeder und ihrem Afterschaft zukommt, die aber von den

langen Radfedern nicht mehr geleistet werden kann: sie dienen dem Wärmeschutz.

2. Es werden die verschiedenen Federformen des Pfauenrades beschrieben, und es wird gezeigt, dass sich alle auf einen Grundtypus, die Augenfeder, zurückführen lassen. Die Abwandlungen, die der Grundtypus erfährt, geschehen alle im Dienste des visuellen Musters.

3. Der Grundtypus weist das reichste Muster auf, wir haben ihn deshalb optimal genannt. Bei den abgewandelten Formen, den Modifikationen, kommen verschiedene Umformungen und Reduktionen von Muster und Strukturelementen vor.

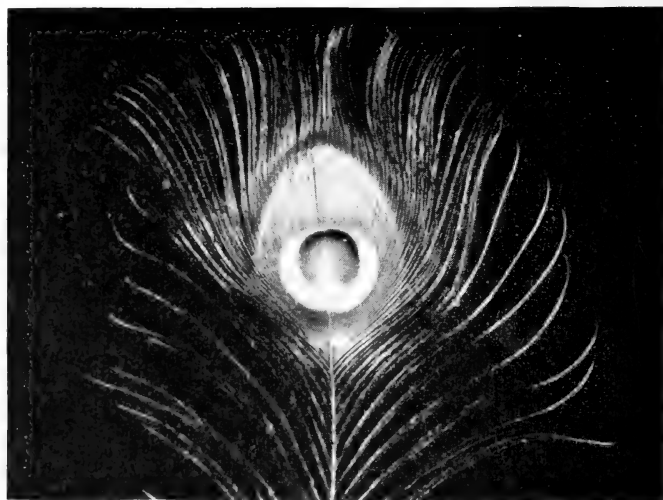
4. Auf Grund der Konstruktion von C-Isochronen (im Sinne von JUHN und FRAPS 1936) wird die Bildung des Apex einzelner Vertreter der verschiedenen Federtypen analysiert. Wir stellen beim Grundtypus eine geringe Reduktion distaler Äste fest, während bei allen vom Grundtypus abweichenden Formen beträchtlich stärkere Astreduktion auftritt.

5. Die verschiedenen Umformungen und die Verarmung des Farbmusters bei den Modifikationen wird mit der Reduktion von Ästen in Zusammenhang gebracht. Aus dieser Beziehung wird geschlossen, dass das optimale Grundmuster in allen Federanlagen latent vorhanden ist und dass alle Abweichungen vom Grundtypus sekundäre Erscheinungen sind.

6. Die Federn des Grundtypus kommen in der Mitte des Radbezirks (Bezirk O) in relativ gleichartiger Wiederholung vor, die Modifikationsformen gruppieren sich in begrenzten Bezirken um die Region des Grundtypus. Ihre besonderen Merkmale verstärken sich im allgemeinen vom Bezirk O in zentrifugaler Richtung.

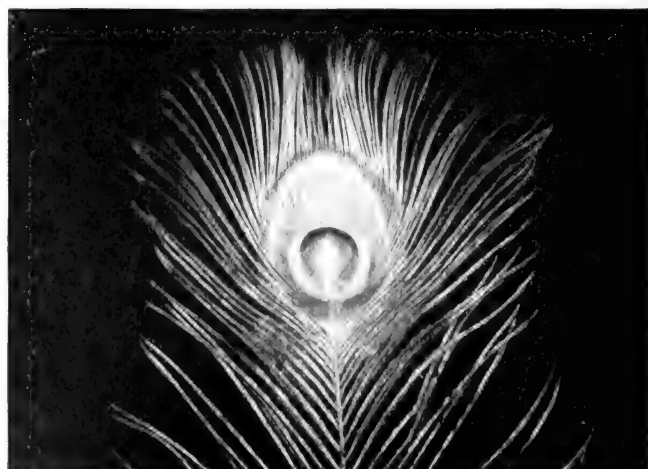
7. Die graduellen Symmetrieveränderungen der Federn im Bezirk O entsprechen den bei Hühnern vorgefundenen Verhältnissen. Sie zeigen, dass auch beim Pfau bei der Determination der Federentwicklung Feldkräfte eine Rolle spielen.

8. Aufbauend auf unserer Auffassung, alle Follikel besäßen das optimale Muster als Grundpotenz, nehmen wir ein Grundfeld an, über welches lokal sekundäre Felder gelagert sind. Durch ein kompliziertes Zusammenspiel der feldartig wirkenden sekundären Faktorengruppen wird der Grundtypus abgewandelt.



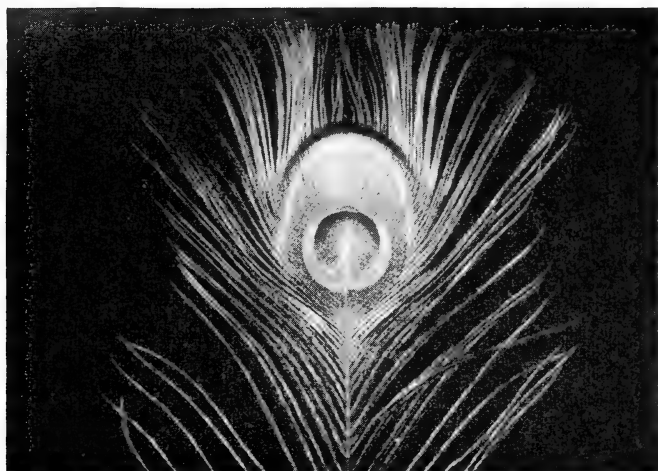
46

Abb. 46. — ♂ A (ad.) Grundtypus, Nr. XVI, 12 l.

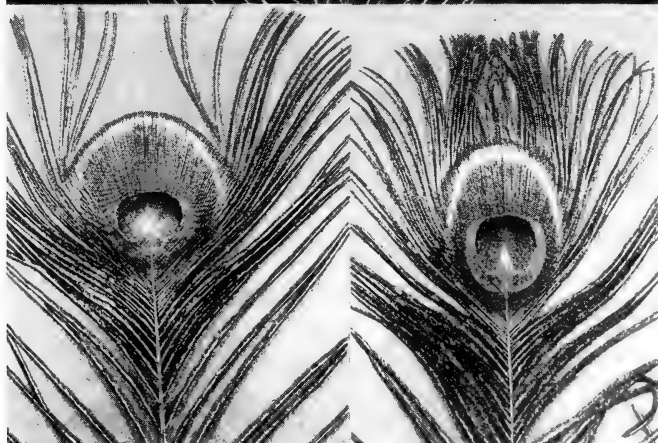


47

Abb. 47. — ♂ A (ad.) Modifikation A, Nr. XII, 14 l.



48



49

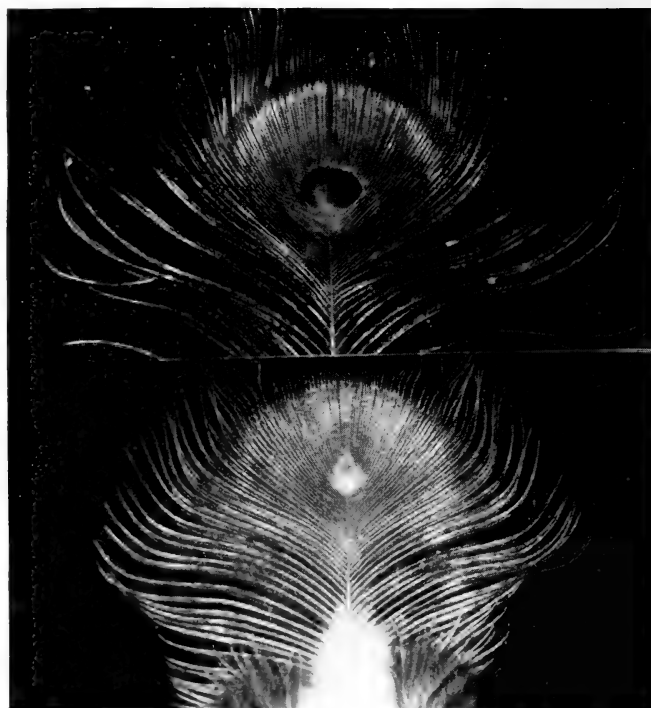
50

♂ A (ad.) Modifikation A

ABB. 48. — Nr. XI, 15.

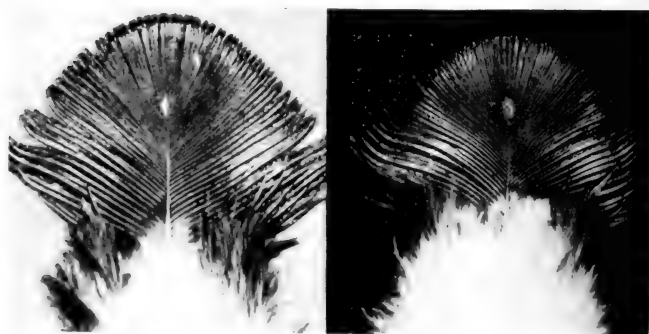
ABB. 49. — Nr. VII, 15.

ABB. 50. — Nr. XIII, 15.



51

52



53

54

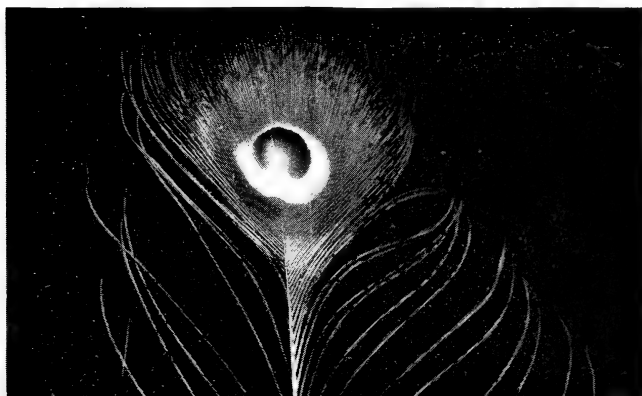
♂ A (ad.) Modifikation B

Abb. 51. — Nr. XVII, 15.

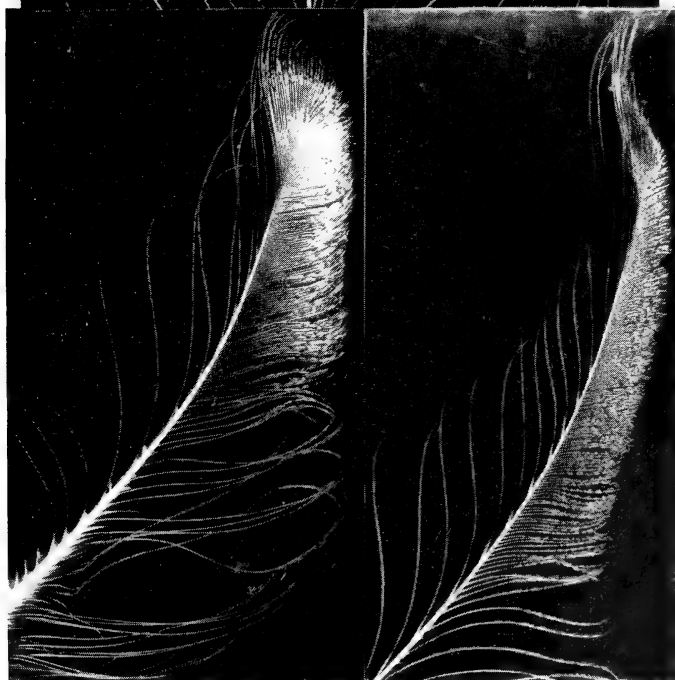
Abb. 52. — Nr. XVIII, 14 l.

Abb. 53. — Nr. XIX, 15.

Abb. 54. — Nr. XIX, 11 l.



55



57

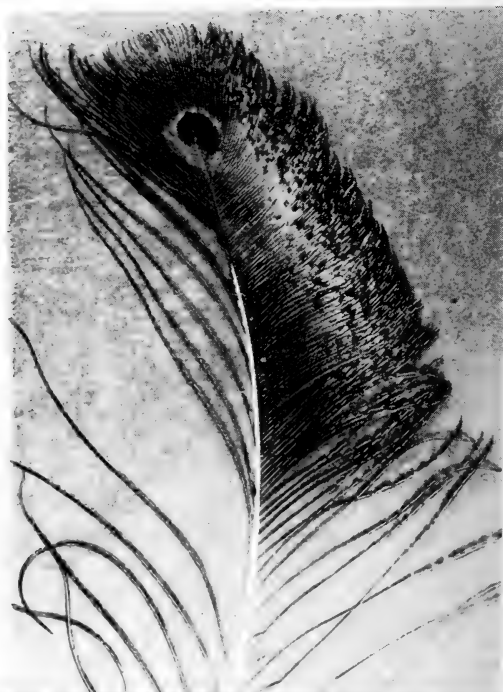
58

♂ A (ad.) Modifikation C

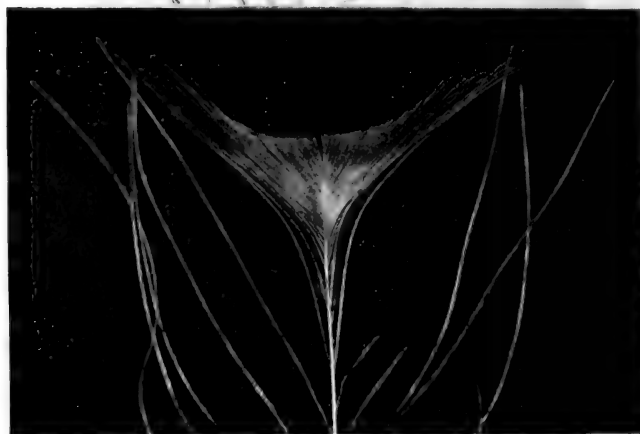
ABB. 55. — Nr. XIII, 5 l.

ABB. 57. — Nr. X, 2 l.

ABB. 58. — Nr. V, 3 l.



56



59

Abb. 56. ♂ A (ad.) Modifikation C, Nr. XI, 3 l.

Abb. 59. - ♂ A (ad.) Modifikation D, Nr. V, 13 l.

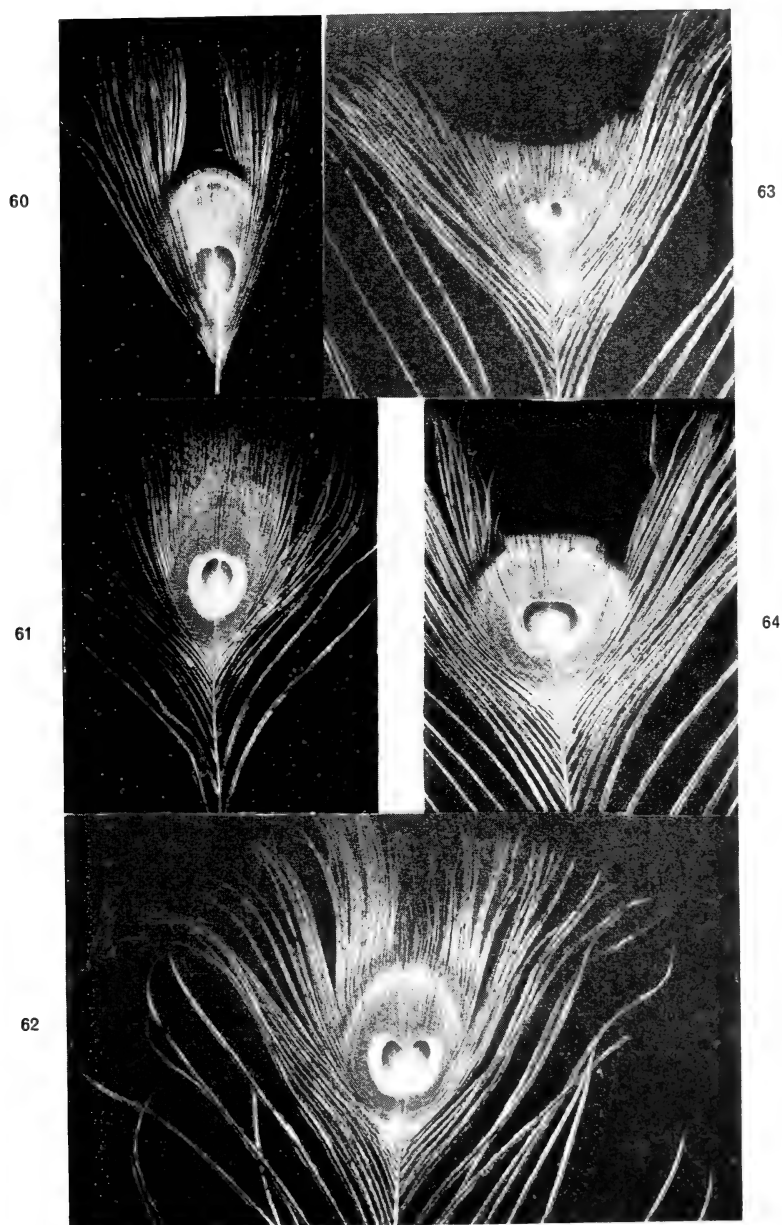


ABB. 60 und 61. — ♂ d (juv.), Modifikation A
 60. — Nr. VI, 10 l.

61. — Nr. VI, 8 r.

ABB. 62. — ♂ C (ad.), Modifikation A, Nr. IX, 7 r.

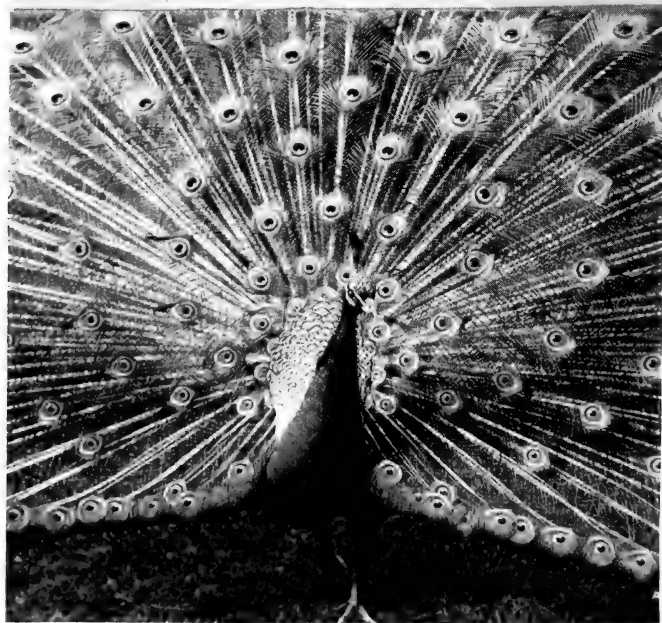
ABB. 63 und 64. — ♂ C (ad.), Zwischenformen zwischen Modifikation A u. D

63. — Nr. V, 13 l.

64. — Nr. V, 13 r.



65



66

ABB. 65. — ♂ D (ad.).

ABB. 66. - - Phot. Beringer & Pampalucchi.

9. Die Anordnung der verschiedenen Federtypen im Rad wird beschrieben.

10. Es wird gezeigt, dass die sekundären Modifikationen sinnvoll werden, wenn wir sie einordnen in das Gesamtmuster. Ihr Sinn liegt nicht nur in einem elementaren physiologischen Wert, sondern in einer ornamentalen Wirkung von Gestaltcharakter.

LITERATURVERZEICHNIS

- ELSÄSSER, Th. 1925. *Die Struktur schillernder Federn*. J. f. Orn. 73: 337-389.
- FRANK, F. 1939. *Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Struktur*. J. f. Orn. 87: 426-523.
- FRAPS, R. M. & JUHN, M. 1936a. *Developmental analysis in plumage*. II. *Plumage configurations and the mechanism of feather development*. Physiol. Zool. 9: 319-375.
- 1936b. *Developmental analysis in plumage*. III. *Field functions in the breast tracts*. Physiol. Zool. 9: 378-406.
- GERBER, A. 1939. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alec-toromorphae*. Rev. suisse Zool. 46: 161-324.
- GÖHRINGER, R. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über das Juvenil- und Adultkleid bei der Amsel (Turdus merula L.) und beim Star (Sturnus vulgaris L.)*. Rev. suisse Zool. 58: 279-358.
- HEMPEL, M. 1931. *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körper-region, untersucht an Xantholaema rubricapilla*. Jen. Zeitschr. f. Natw. 65: 659-738.
- HENKE, K. 1948. *Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung*. II. *Über die Entstehung von Differenzierungsmustern*. Die Natw. 35: 176-181, 239-246.
- HOLMES, A. 1935. *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae*. Am. J. Anat. 56: 513-537.
- JUHN, M. 1938. *Field functions in plumage: the cape*. Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zürich, 83: 149-159.
- & FRAPS, R. M. 1934. *Pattern analysis in plumage*. IV. *Order of asymmetry in the breast tracts*. Proc. soc. exp. Biol. 31: 1187-1190.

- 1936. *Developmental analysis in plumage. I. The individual feather: methods.* *Physiol. Zool.* 9: 293-319.
- KUHN, O. 1932. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux' Arch. Entw. mech. 127: 456-541.
- LILLIE, F. R. 1942. *On the development of feathers.* *Biol. Revs.* 17: 247-266.
- & JUHN, M. 1932. *The physiology of development of feathers. I. Growth-rate and pattern in the individual feather.* *Physiol. Zool.* 5: 124-184.
- & WANG, H. 1941. *Physiology of development of the feather. V. Experimental morphogenesis.* *Physiol. Zool.* 14: 103-133.
- MAYAUD, N. 1950. *Téguments et Phanères.* In: Grassé, *Traité de Zoologie*, tome XV, Oiseaux. 4-77.
- MEIJÈRE, J. C. H. 1895. *Über die Federn der Vögel, insbesondere ihre Anordnung.* *Morphol. Jahrb.*, Bd. XXIII: 562-91.
- NITZSCH, Chr. L. 1840. *System der Pterylographie.* Halle.
- PADOA, E. 1940. *I caratteri sessuali secondari e la gonadectomia nel Pavone (Pavo cristatus L.).* *Arch. Zool. Torino* 28: 45-71.
- RENSCH, B. 1923. *Über Samt- und Seidenstruktur der Vogelfedern.* *J. f. Orn.* 71: 269-276.
- 1925. *Untersuchungen zur Phylogenese der Schillerstruktur.* *J. f. Orn.* 73: 127-147.
- PORTMANN, A. 1946. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux I.* *Alauda* 14: 2-20.
- 1947. *Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux II. & III.* *Alauda* 15: 1-15 und 161-171.
- 1948a. *Die Tiergestalt.* Basel.
- 1948b. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.* Basel.
- 1953. *Um ein neues Bild vom Organismus.* In: Offener Horizont, Festschrift für Karl Jaspers, München.
- SUFFERT, F. 1929. *Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge.* Roux' Arch. f. Entw. mech. 120: 299-383.
- SCHMIDT, W. J. 1952. *Wie entstehen die Schillerfarben der Federn?* *Natw.* 39: 313-318.
- WILLIER, B. H. 1948. *Hormonal regulation of feather pigmentation in the fowl.* *New York Acad. Sci.* 4: 321-340.

- WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren*. Acta Anat. 9: 134-196.
- DARWIN, Ch. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London.
- ZUR STRASSEN, O. 1935. *Plastisch wirkende Augenflecke und die „geschlechtliche Zuchtwahl“*. Jena.
-



On Amphibia Salientia from the Ivory Coast

Collected by Dr. V. AELLEN

by

Arthur LOVERIDGE

(Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts)

With 2 figures in the text.

When Dr. AELLEN enquired if I would be willing to identify and report on the toads and frogs collected at the Centre suisse de Recherches scientifiques (C.S.R.S. for short), west of Abidjan, I welcomed the suggestion as no other West African area has been so neglected in its amphibiology. In the literature it is rare indeed to come across references to amphibians from the Côte d'Ivoire.

This hiatus in our knowledge was borne out by an examination of Dr. AELLEN's material, for, of the eighteen species collected, all but three or four are here recorded as

New for the Ivory Coast

<i>Xenopus tropicalis</i>	<i>Rana longirostris</i>
<i>Bufo c. camerunensis</i>	<i>Rana m. mascareniensis</i>
<i>Leptopelis viridis</i>	<i>Arthroleptis poecilonotus</i>
<i>Leptopelis boulengeri</i>	<i>Phrynobatrachus liberiensis</i>
<i>Hyperolius c. concolor</i>	<i>Phrynobatrachus aelleni</i> sp. nov.
<i>Hyperolius fusciventris</i>	<i>Phrynobatrachus parogoensis</i> sp. nov.
<i>Rana occipitalis</i>	<i>Phrynobatrachus alleni</i>
<i>Rana maccarthyensis</i> (known from Mt. Nimba)	

and two of these, as will be noted, are believed to represent undescribed species.

It is more than likely that several of the species listed above are specifically identical with some of the fifteen species, half of which were represented by single individuals, collected for dietary studies by PAULIAN and VILARDEBO (1947: 129-132).

As it is doubtful whether Dr. AELLEN's collection contains more than a third of the amphibian species occurring in the Ivory Coast, I consider it would be a mistake, at this time, to accede to his suggestion that I devise a key to aid in the identification of Ivory Coast amphibia. So incomplete a key would be likely to mislead local naturalists and result in many misidentifications appearing in print. Instead, after critical examination of each of the 172 specimens submitted, I have recorded in some detail the salient characteristics and variation displayed by this material. This study has led me to synonymize two species, viz.

Hyperolius nitidulus Peters, 1875 = *H. picturatus* Peters, 1875
Rana retropunctata Angel, 1949 = *R. maccarthyensis* Andersson, 1937.

Not only are Dr. AELLEN's specimens perfectly preserved and individually labeled, but the collector has been at considerable pains to record the coloration in life of many individuals. As this has not been done before for many of these West African frogs, I have translated these descriptions and included them under the heading "Color in life." Also included are the collector's notes on Breeding condition, Diet and Habitat.

This material is preserved in the Muséum d'Histoire naturelle of Geneva (Switzerland). The Museum of Comparative Zoology has some duplicates.

List of the Collecting Localities.

Abidjan, 5° 20' N, 4° 1' W.

Adiopodoumé (cf. C.S.R.S.).

Adjamé, 5° 21' N, 4° 2' W.

Banco, 5° 24' N, 4° 3' W.

Cosrou, 5° 49' N, 4° 39' W.

C. S. R. S., 5° 19-21' N, 4° 7-9° W.¹

¹ Centre Suisse de Recherches Scientifiques (C.S.R.S.) is understood in an extensive sense including the environs within a radius of 3-4 km., also the territory of O.R.S.O.M. (Office de la Recherche Scientifique Outre-Mer) and the village of Adiopodoumé.

Dabou, 5° 19' N, 4° 23' W.

Duékoué, 6° 45' N, 7° 22' W.

Duékoué, rock of the Panthère Blanche, 6° 46' N, 7° 23' W.

Gagnoa, 6° 7' N, 5° 58' W.

Ndzida, 5° 19' N, 5° 1' W.

Toupah, 5° 19' N, 4° 34' W.

Yapo Nord, 5° 46' N, 4° 7' W.

Yapo Sud, 5° 43' N, 4° 6' W.

PIPIDAE

Xenopus tropicalis (Gray)

Silurana tropicalis Gray, 1864, Ann. Mag. Nat. Hist. (3), 14, p. 316: Lagos, Nigeria.

23 (Nos. 233-6, 278, 341-2, 348-52, 374-7, 380, 383, 385-8, 430)
C.S.R.S. 15.IV-19.V.53.

5 (277, 279, 807-9) Banco Forest. 18.IV.53.

Snout covered with pustules; eye diameter included 3-4 (4 in only 8 frogs) times in the interorbital space; lower eyelid vestigial in lower anterior third of eye.

Color in life. No. 233. Above, dark brownish black with a slightly greenish tinge. No. 234. Above, khaki green spotted with dark blue. No. 236. Above, khaki brown irregularly spotted with black; two fine black lines commencing on the sides posteriorly extend as far as the anus. Below, rosy cream, irregularly marbled. No. 341-2. Above, olive brown spotted with black. Below, a slightly khaki, brownish grey, paler than on the dorsum. In alcohol. Entire series. Below, usually pale, occasionally dark, finely flecked or with scattered spots.

Size. Length of largest, a ♀ (430), 52 mm.

Diet. Stomach contents of 277 consists of insect fragments, some of which are recognisable as coming from aquatic coleopterous larvae.

Habitat. Several were taken in temporary roadside pools, others in deep forest.

Range. This is the first record of *tropicalis* for the Ivory Coast. In the Museum of Comparative Zoology *tropicalis* is represented by examples from Sierra Leone (2 localities); Liberia (5); Gold Coast (1); British Cameroon (3); French Cameroun (1).

Remarks. PARKER (1936 a: 157) provides figures illustrating the differences between *X. tropicalis* and *X. fraseri*, two fully distinct species that were erroneously synonymized by NOBLE (1924: 160) whose material was actually *fraseri* Boulenger.

BUFONIDAE

Bufo regularis regularis Reuss

Bufo regularis Reuss, 1834, Mus. Senckenberg, 1, p. 60: Egypt.

♂ juv. (54) At Km. 25 on Dabou road. 14.III.53.

juv. (96) Toupah. 20.III.53.

3 ♀♀ (97-8, 145) Cosrou. 20.III.53.

♀ (146) Abidjan. 21.III.53.

♀ (414) Gagnoa. 15.V.53.

♀ (455) Ndzida. 20.V.53.

♂ (823) C.S.R.S. VIII.51. J. G. Baer coll.

Width of tympanum more than half, usually from two-thirds to three-quarters, the eye diameter; parotids kidney-shaped; dorsum almost as tubercular as the flanks; flanks studded with low rounded tubercles.

Size. Length of larger ♂ (823), 55 mm.; of largest ♀ (145), 86 mm.

Habitat. A savannah form occurring in and congregating about pools in village.

Remarks. It seems advisable to refer these toads to the typical form which they resemble more closely than they do *B. r. maculatus* Hallowell of Liberia.

Bufo camerunensis camerunensis Parker

Bufo camerunensis camerunensis Parker, 1936, Proc. Zool. Soc. London, p. 153: Oban, Calabar, Nigeria.

♀♀ & juv. (310-1, 558, 576) Yapo Nord. 24.IV-4.VII.53.

♀ (725) Yapo Sud. 13.VIII.53.

Width of tympanum more than half, usually two-thirds, the eye diameter; parotids indistinct, straight and very narrow; dorsum distinctly smoother than the flanks which are studded with large conical tubercles; greatest length of third finger equals the distance from tip of snout to centre of eye.

Color in life. No. 558. Interorbital marks black and very distinct; from snout to anus a very light, hairlike, vertebral line. Below, yellowish.

Size. Length of largest ♀ (725), 72 mm.

Habitat. A virgin forest species.

RHACOPHORIDAE

Leptopelis viridis (Günther)

Hylambates viridis Günther, 1868, Proc. Zool. Soc. London, p. 487: West Africa.

5 ♀♀ (122, 207, 285, 384, 476) C.S.R.S. 25.III-1.VI.53.

2 ♂♂, 2 ♀♀ (306, 327-8, 557) Yapo Nord. 24.IV-2.VII.53.

Fingers, including outer, slightly webbed at base; disks of fingers and toes well developed; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches tympanum or just in front of eye, usually to the eye.

Color in life. No. 306. ♂. Above, greyish brown, spotted. Below, throat and chest white, otherwise greyish white. Iris reddish brown.

No. 327. ♂. Above, a dark triangular interorbital mark, otherwise brown variegated with greyish brown and some more or less longitudinally arranged black specks. Iris reddish brown except in its upper portion, which is orange.

No. 476. ♀. Above, a brown triangular interorbital mark, otherwise rosy brown with distinct brown markings. Below, white speckled with brown. Iris silver, its upper portion orange.

No. 557. ♀. Above, more or less dark grey irregularly flecked with creamy white; a dark triangular interorbital mark; no russet or brown. Below, creamy white. Iris greyish silver, its upper portion golden.

Color in alcohol. The characteristic semi-triangular interorbital mark is absent only in No. 306. Below, white; chin, throat and abdomen more or less flecked (C.S.R.S.) or marbled with greyish brown.

Size. Length of larger ♂ (306), 37 mm.; largest ♀ (476), 57 mm., the range of ♀♀ being 45-57.

Breeding. During April through June all ♀♀ were gravid.

Habitat. Taken at night in a tree at a height of six feet from the ground (327); at night in a bush (328); beneath the bark of a tree (557).

Leptopelis boulengeri (Werner)

Hylambates rufus var. *boulengeri* Werner, 1898, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 48, p. 197, pl. II, fig. 4: Victoria, Cameroon.

♀ (155) Yapo Nord 1.IV.53.

All fingers and fourth toe with 1 phalanx free, remaining toes webbed to disks; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches between eye and nostril.

Color in life. Above, a light, slightly reddish, brown; a very dark line across the snout, another between the eyes, and a third across the occiput.

Size. Length 52 mm.

Habitat. Taken at night on a tree, at a height of one and a half metres.

Remarks. Indistinguishable from Cameroon material of *boulengeri* in the Museum of Comparative Zoology, and specifically identical with a specimen from Mt. Coffee, Liberia (M.C.Z. 15939) formerly misidentified as *tessmanni* (BARBOUR & LOVERIDGE, 1930 a: 785).

Hyperolius concolor concolor (Hallowell)

Lealus concolor Hallowell, 1844, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 60: Liberia.

♀ (290) C.S.R.S. 21.IV.53.

♂ (319) Yapo Nord. 27.IV.53.

3 ♂♂ (440, 456-7) Ndzida. 25-28.V.53.

First and fourth toes with 1 phalanx free of web; second toe with 1 or a $\frac{1}{2}$ phalanx free, or actually webbed to the disk (in 319 only); third and fifth toes webbed to disks on one side; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches to eye, or between eye and nostril (in 319 only).

Color in life. No. 456. ♂. Uniformly light greenish yellow. No. 475. ♂. Above, more or less khaki with brown markings [of the *riggenbachii* type] on dorsum; from end of snout through eye to a point just above the axilla is a dark brown band, light-edged above; thighs on their upper and posterior portions, reddish.

No. 319. ♂. Above, light brownish. Below, creamy white.

No. 290. ♀. Above, orange yellow, the hind limbs and feet largely reddish. Below, rose, or more or less reddish. Iris blackish grey; pupil horizontally lozenge-shaped when closed, round when open.

Size. Length of ♂♂, 28-32 mm.; of only ♀, 39 mm.

Habitat. Taken at night on a bush, a tree, in bananas, and a hut.

Remarks. LAURENT (1951 *f*: 120) would transfer the Hyperoliinae from Rhacophoridae and place them in a new grouping with certain ranids, such as Arthroleptinae, for which he proposes the name Hyperoliidae.

This sedge-frog has recently been recorded from "Thiassale" (presumably Tiassalé), Ivory Coast by LAURENT (1951 *c*: 30). Typical *concolor* has consequently been reported from every country (except Nigeria) from Portuguese Guinea to the French Congo; east of which it is represented by various races.

Hyperolius picturatus Peters

Hyperolius picturatus Peters, 1875, Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 206, pl. II, fig. 2: Boutry, Ashanti, Gold Coast.

Hyperolius nitidulus Peters, 1875, Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 209, pl. III, figs. 4-4 *a*: Yoruba, Lagos, Nigeria.

♀ (257) C.S.R.S. 17.IV.53.

♀♀ (437, 449) Ndzida. 25-26.V.53.

First and fourth toe with phalanx free of web; second and third with $\frac{1}{2}$ a phalanx free, fifth with $\frac{1}{2}$ a phalanx (449) or webbed to the disk; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches hinder part of eye or to the eye.

Color in life. No. 257. Above, clear brownish; sides of head, neck and flanks flecked with black. Below, throat, abdo-

men and forelimbs golden yellow; underside of hands and hind limbs bright yellow. Iris a rosy reddish brown.

Habitat. Taken at night in a hut (437), and in a row of bananas (449).

Size. Lengths of these ♀♀ are 33, 35 and 36 mm.

Remarks. LAURENT (1951 *d*: 395) treats *picturatus* as a race of the Ethiopian *viridiflavus* Duméril & Bibron, and suggests that it ranges from the Gold Coast through Dahomey to Nigeria.

He also regards as a race of *viridiflavus*, *nitidulus* Peters, assigning it a range of from French Guinea to the Ivory Coast, having examined a ♂ taken between Alangouassou and "Mbayakio" (presumably M'bahiakrou). But PETERS described *nitidulus* from "Yoruba (Lagos)"¹, and the Yoruba country is in the hinterland behind Lagos, now a port on the coast of Nigeria. LAURENT (1951 *d*: 395) omits Yoruba and gives the type locality as "Lagos (in errore)" but gives no reasons here or in his longer discussion (1951 *c*: 43) for doubting PETERS' data. Perhaps on the grounds that it conflicts with his theory of what the distribution should be.

As a matter of fact two of Dr. AELLEN's three Ivory Coast frogs resemble *picturatus* much more closely than they do *nitidulus* and are scarcely distinguishable from two specimens from Lake Azingo, Gabon, French Congo. In each case one frog lacks the usual black flecks along the flanks. To my thinking *nitidulus* is simply a variant of *picturatus* in which some of the upper flecks have coalesced to form a more or less ill-defined line.

Hyperolius fusciventris Peters

Hyperolius fusciventris Peters, 1876, Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 122: Liberia.

♀ (381) C.S.R.S. 7.V.53.

First (scarcely) and fourth (clearly) toes with 1 phalanx free of web; second, third and fifth webbed to the disk on one side; tibio-tarsal articulation of adpressed hind limb reaches the eye.

Color in life. Above, uniformly spinach green delimited on the sides by a golden yellow line edged with vinous anteriorly; upper lip white; thighs anteriorly variegated with yellow, otherwise

¹ The correct reference is pl. iii, figs. 4-4 *a*, not as given by LAURENT.

uniformly vinous; limbs, including the metatarsus green, the latter edged with white and black; fingers and toes white suffused with vinous. Below, throat and abdomen vinous vermiculated with black and grayish white.

Size. Length of ♀, 27 mm.

Remarks. The Museum of Comparative Zoology has this species from Sierra Leone (2 localities) and Liberia (8 localities) where it is abundant. The only non-Liberian record in the literature is a somewhat doubtful one from Makomo, Spanish Guinea, given by NIEDEN (1908 *b*: 503). Consequently the species is new for the Ivory Coast, though one suspects that the Banco frog referred to *cincliventris* Cope (a species described from Umvoti, Natal) in PAULIAN and VILARDEBO's paper (1947: 131), may prove to be a *fusciventris*.

RANIDAE

Rana occipitalis Günther

Rana occipitalis Günther, 1858, Cat. Batr. Sal. Coll. Brit. Mus., p. 130, pl. 11: Gambia (restricted).

♂ (42) Near Adjame. 14.III.53.
1 ♂, 3 ♀♀ (179, 494, 535, 818) C.S.R.S. 5.IV-29.VIII.53.
♂ (320) Yapo Nord. 27.IV.53.

Characterised by the conspicuous transverse fold connecting the posterior edges of the upper eyelids; toes webbed to tips; vomerine teeth in two oblique rows, anteriorly touching inner posterior edges of choanae.

Color notes. ♂. Iris reddish brown in life, pupil a vertical lozenge; retracted vocal sacs flesh-cream, greyish when inflated.

Size. Length of largest ♂ (42), 120 mm., a slightly smaller one weighed 120 grams. Length of largest ♀ (494), 127 mm., weight 235 grams.

Remarks. A key to the frogs of the genus *Rana* occurring in Liberia (LOVERIDGE: 1941 *e*: 134-135) will be found to cover all the Ivory Coast species mentioned in this present paper.

In 1950 LAURENT proposed separating *occipitalis* from *Rana* by reviving the generic name *Dicroglossus* Günther, 1860, two years

later DE WITTE reduced it to subgeneric rank which would seem a more reasonable allocation if no earlier name is available.

Rana albolabris albolabris Hallowell

Rana albolabris Hallowell, 1856, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 153: West Africa.

6 ♀♀ (78, 268, 272, 339, 368, 670) C.S.R.S. 17.III-31.VII.53.
♂ ♀ (397, 403) Duékoué. 13.V.53.

Vomerine teeth in two oblique rows between, though not in contact with, the choanae; tips of fingers and toes dilated into large disks; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches eye (in 2), between eye and nostril (15), or end of snout (1). In this species the vocal sacs are internal, but males are distinguished by a glandular swelling at base of forearm.

Color in life. No. 78. Above, rosy brown; flanks greenish grey. Below, white. No. 268. Above, slightly greenish brown; entire upper lip silvery white; sides greenish; thighs marbled with yellow green. Below, pure white with some grey spotting. No. 339. Above, olive green. Below, white.

Size. Length of only ♂ (403), 57 mm.; largest ♀ (78), 78 mm.

Habitat. Nos. 397 and 403 were taken in a rocky cave of the Panthère Blanche.

Rana maccarthyensis Andersson

Rana maccarthyensis Andersson, 1937, Arkiv. Zool., 29 A, No. 16, p. 9, figs. 3-4: MacCarthy Island, Gambia.

Rana (Ptychadena) retropunctata Angel, 1949, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris), (2), 21, pp. 509-511, fig.: Mount Nimba, French Guinea.

11 ♂♂, 1 ♀ ad., 1 ♀ juv. (176, 223, 237-43, 271, 347, 481, 550)
C.S.R.S. 5.IV-24.VI.53.

An inner and an outer metatarsal tubercle, latter usually connected by a series of minor or minute (often white-tipped) tubercles with first subarticular tubercle of fourth toe; fourth toe with 2 phalanges free of web, first toe usually with $1\frac{1}{2}$ (1 only in Nos. 239, 241; 2 only in 176), second toe (when entire) with 1 ($1\frac{1}{4}$ in 176), third toe with 1, fifth toe with $\frac{1}{2}$ or 1 phalanx free

of web; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches nostril (both ♀♀ and 3 ♂♂), end of snout (1 ♂), or well beyond (7 ♂♂). Males with a vocal sac whose aperture extends posteriorly toward lower insertion of forearm. One 48 mm. frog, well nourished, lacks its left foot, lost at some early age.

Color in life. The collector was much struck by the variability of this species, the presence or absence of a vertebral line, etc.

No. 239. 38 mm. ♂. As 238, but yellow more pronounced and extending almost as far as the chest.

No. 238. 39 mm. ♂. Above, a light vertebral line. Below, creamy white, slightly spotted with brown; vocal sacs greenish grey; thighs and abdomen yellowish.

No. 243. 40 mm. ♂. Above, rosy brown, the thighs marbled with bright yellow. Below, throat and chest anteriorly cream, chest posteriorly to anus, thighs and legs, sulphur yellow.

No. 347. 42 mm. ♂. Above, brownish gray; head with a black interorbital crossbar; on the dorsum the rectangular black spots are more or less regularly disposed, a strikingly Λ -shaped mark; dorsolaterally and on the flanks are an upper and lower longitudinal series of black spots. Below, retracted vocal sacs greenish, but yellow-green striated with yellow when inflated; otherwise below, yellowish white, more yellow on the belly. Iris black, its upper portion golden, the lower part reddish brown.

No. 550. 48 mm. ♂. Above, vertebral line light orange brown. Below, retracted vocal sacs black, greyish when inflated.

No. 237. 52 mm. ♂. Above, a light vertebral line. Below, golden yellow including vocal sacs; chest ivory white. Iris in its upper part bright golden.

No. 481. 60 mm. ♀. Above, the very conspicuous vertebral line light brick red, otherwise brownish grey

tinged with olive and spotted with black; sides grey, yellow towards the loins. Below, creamy white, slightly yellowish on the belly and hind limbs.

Size. Length of largest ♂ (237), 52 mm.; only adult ♀ (481) 60 mm.

Breeding. On April 13 the males were taken when calling "crak", abruptly and somewhat weakly, from a depression in deep forest; no females were seen. On June 1 a female was taken distended with ova.

Remarks. I have compared these frogs with a cotype of *macCarthyensis*, a species apparently overlooked by ANGEL when he described *retropunctata* from five frogs, whose adpressed tibiotarsal articulations failed to pass the end of the snout (between eye and nostril in two ♀♀, nostril in three ♂♂). None were of large size, however, the ♂ and ♀ syntypes being 30 and 36 mm. respectively, and a "Gouela" (? Goueia) ♀ only 41 mm. I have no hesitation in synonymizing *retropunctata* with *macCarthyensis* which is represented in the Museum of Comparative Zoology by specimens from Gambia (2 localities), Sierra Leone (2), and Liberia (4). MERTENS (1938 a: 242) has recorded the species from Senegal and the French Sudan, but it is new for the Ivory Coast if ANGEL's record for Mount Nimba is considered as French Guinea.

Rana longirostris Peters

(See Fig. 1)

Rana longirostris Peters, 1870, Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 646, pl. I, fig. 5: Keta, Togo (as Guinea).

1 ♂, 2 ♀♀ (45-47) C.S.R.S. 14.III.53.

4 ♂♂, 1 ♀ (159, 325-6, 567-8) Yapo Nord. 1.V-30.VI.53.

First, second and third toes with $\frac{1}{2}$ a phalanx free of web, fourth with 1 phalanx free, fifth webbed to tip; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches just beyond (in 1) or well beyond (7) end of snout.

Color. There is a tendency for the backs of ♂♂ to be flecked with black, while those of ♀♀ are usually uniformly grey in alcohol.



FIG. 1.

Rana longirostris Pet. ♀ No. 46.
Phot. Aellen.

Their variability in life caused Dr. AELLEN to note them down as follows:

No. 325. 45 mm. ♂. Above, olive brown, back with a few dark brown spots; sides from snout to groin and along hind limb to foot, a sharp-edged, blackish brown band very distinct from the dorsal colouring; thighs marbled with yellow and a little green. Below, throat pale yellow; retracted vocal sacs black, grey when dilated; chest creamy yellow; belly yellow; hind limbs greenish yellow. Iris reddish brown.

- No. 567. 47 mm. ♂. Above, cinnamon. Below, slightly greenish yellow; retracted vocal sacs black, grey when inflated. Iris golden yellow on upper portion.
- No. 45. 48 mm. ♂. Above, greenish grey; thighs marbled with bright yellow. Below, vocal sacs grey; throat uniformly white; belly canary yellow.
- No. 159. 48 mm. ♂. Above, brownish grey; hind legs transversely banded. Below, white, the belly and thighs somewhat yellow.
- No. 568. 53 mm. ♂. Above, slightly greyish olive. Below, yellow with the chest whitish; inflated vocal sacs pale grey. Iris as in No. 567.
- No. 47. 57 mm. ♀. Above, khaki; otherwise resembles No. 46.
- No. 326. 61 mm. ♀. As No. 325.
- No. 46. 63 mm. ♀. Above, light rosy brown; thighs marbled with yellow and green. Below, light yellow, uniform; soles of feet dark brown.

Size. Length of largest ♂ (568), 53 mm.; largest ♀ (46), 63 mm.

Breeding. On March 14 Nos. 45 and 46 were in *coitu*.

Habitat. Nos. 325 and 326 were taken at night in a waterfilled rut and on a forest path respectively.

Rana mascareniensis mascareniensis Duméril & Bibron

Rana mascareniensis Duméril & Bibron, 1841, *Erpét. gén.*, 8, p. 350: Madagascar; Mauritius; Seychelles.

7 ♂♂, 8 ♀♀, 10 juv. (34, 79, 123, 125-6, 177, 183, 203-4, 209, 224-5, 254-5, 266-7, 270, 363, 366, 369-73, 482) C.S.R.S. 12.III-5.VI.53.

First, second and third toes with 1 (sometimes rather more) phalanx free of web, fourth with 2-2½ (usually 2½) phalanges free, fifth with ½-1 (usually 1) phalanx free of web; tibiotarsal articulation of the adpressed hind limb reaches nostril (in 2), end of snout (2), or clearly beyond (20).

One ♂ (267) is without a vertebral line; 4 ♂♂ and 11 ♀♀ and

young have a hairlike vertebral line; 2 ♂♂ and 7 ♀♀ display a broad, ribbonlike vertebral line.

Color in life. Dr. AELLEN compares a ♂ (482) *masca-
reniensis* with a ♀ (481) *macCarthyensis* taken the same day, remark-
ing that the coloration of the ♂ is somewhat similar but more
olivaceous, the vertebral line yellowish green, and the inflated
vocal sacs a light grey.

No. 369. ♂. Above, generally pale; vertebral line broad and
a light golden yellow, as are the outermost dorso-
lateral keels and the prolongation of the upper
lip; tympanum light brown with a median
reddish brown spot. Below, pale golden white,
slightly yellow on the abdomen. Iris golden
yellow on its upper portion.

Nos. 370-2. ♂♂. Above, vertebral line hairlike, yellow. Below,
peppery white (371); vocal sacs brownish white
(370) or black (371-2).

No. 183. ♂. Retracted vocal sacs black, grey when inflated.

No. 267. ♂. Above, no vertebral line; the third skin fold
anteriorly, and whole of the fourth, light yellow.
Below, vocal sacs grey.

No. 373. ♀. Flanks variegated with silvery white.

No. 254. ♀. Above, vertebral line broad, on either side of it
four parallel, longitudinal skin folds bearing
(squarish) black blotches; thighs yellowish.
Below, upper lip to behind the commissure
golden; throat and chest cream; abdomen yellow.
Length 52 mm.

No. 255. ♀. Above, vertebral line very fine but distinct,
otherwise like No. 254 except that the dorsal
skin folds are less regular, more broken. Length
55 mm.

No. 266. ♀. Above, vertebral line greenish yellow. Below,
upper lip reddish brown. Iris golden on its
upper portion. Length 58 mm.

Size. Length of largest ♂ (482), 53 mm.; largest ♀♀ (266;
270), 61 mm.

Arthroleptis poecilonotus Peters

Arthroleptis poecilonotus Peters, 1863, Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 446: Boutry, Ashanti, Gold Coast.

13 ♂♂, 30 ♀♀ (19-24, 31-2, 35-38, 41, 43, 59-66, 70-7, 82, 178, 184-6, 196-202, 654) C.S.R.S. 10.III-28.VII.53.

1 ♀ (664) Banco Forest. 30.VII.53.

♀ hgr. (409) Duékoué. 14.V.53.

♀ hgr. (460) Ndzida. 28.V.53.

Toes terminate in tiny disks (except when shrivelled), without (or with the merest trace of) web; an inner metatarsal tubercle only; tibiotarsal articulation of the adpressed hind limb reaches the eye in every specimen (12 ♂♂; 33 ♀♀), though barely in three gravid ♀♀. Length of ♂♂ (distinguished by their dark chins, and sometimes throats), 20-27 mm., average 23 mm. Their backs may be uniform (1), or with a more or less distinct hourglass pattern (11), on which may be superimposed a hairlike (2) or broad, ribbonlike (1) vertebral line. Length of ♀♀ (distinguished by larger size and white or freckled throats), 24-33 mm., average 27 mm. Their backs may be uniformly pale fawn or dark brown (4 + 2), more usually grey with an hourglass pattern (16) on which may be superimposed a hairlike (2) or broad, ribbonlike (2) vertebral line.

Breeding. On April 10 at C.S.R.S. a 23 mm. ♂ (201) and 30 mm. ♀ (202) were taken in *coitu*. Between March 10 and July 30 most, if not all, adult ♀♀ were gravid.

Phrynobatrachus liberiensis Barbour & Loveridge

Phrynobatrachus liberiensis Barbour & Loveridge, 1927, Proc. New England Zool. Club, 10, p. 14: Gbanga, Liberia.

♀ juv. (323) Yapô Nord. 30.IV.53.

♂ ad. (396) Duékoué. 13.V.53.

Toes terminate in tiny disks, the first and second narrowly webbed to the disk or with $\frac{1}{2}$ a phalanx free, third with 2 phalanges free, fourth with 3, and the fifth with 2 phalanges free of web; tibiotarsal articulation of the adpressed hind limb reaches end of snout; a well-developed outer metatarsal tubercle, a very small and indistinct inner one, and an ill-defined tarsal tubercle which is

little more than a skinfold in the adult, indistinguishable in the young.

Size. Lengths of these ♂♂, 23 and 30 mm. respectively.

Habitat. The Yapo frog was taken on the forest floor, the adult in a rocky cavern of the Panthère Blanche.

Remarks. These have been compared with the series of types in the Museum of Comparative Zoology, which has the species from five localities in Liberia. It is new for the Ivory Coast. PARKER (1936 a: 148) has referred to this species, though with some misgivings, two ♂♂ from Eshobi, Mamfe Division, British Cameroon.

Phrynobatrachus aelleni sp. nov.

(See Fig. 2)

Type. Muséum d'Histoire naturelle of Geneva, Switzerland, No. origin. 538, an adult ♂ taken in a temporary pool on a forest trail near the research centre (C.S.R.S.) to the west of Abidjan, Ivory Coast. Collected by V. AELLEN, June 22, 1953.

Diagnosis. A large dark-cheeked species with $><$ glandular folds on the scapular region of the uniformly coloured dorsum; hinder side of thighs with a conspicuous light longitudinal line between two darker bands extends from anus to back of knee; lower surface of hind legs, more especially the tibia, exhibit large brown spots; fourth toe with three terminal phalanges free of web, the third toe with one and a half or two joints free; a tarsal and two metatarsal tubercles.

Description. Head slightly longer than broad; snout rather prominent, pointed, longer than the eye diameter; nostril nearer end of snout than eye; canthus rostralis somewhat angular; loreal region slightly oblique, scarcely concave; interorbital space broader than an upper eyelid; tympanum somewhat indistinct, raised in centre, greater than half the eye diameter; tongue with a median papilla.

Finger tips dilated into definite disks, first shorter than second which is shorter than fourth, third the longest, its length equalling the distance from snout to orbit; toes with small, but distinct, disks, first and second toes webbed to the disk, third with $1\frac{1}{2}$ or almost 2 phalanges free of web, fourth with 3 phalanges free, fifth with 1 phalanx free and only a narrow seam of web on next phalanx,

third toe extending beyond the fifth; an outer and an inner metatarsal tubercle which are as far from each other as is the inner from the small tarsal tubercle; tibiotarsal articulation of the adpressed hind limb reaches the end of snout; length of the tibia contained about $1\frac{3}{4}$ times in the length from snout to vent.



FIG. 2.

Phrynobatrachus aelleni sp. nov. type ♂ No. 538.
Phot. Aellen.

Skin of head and back shagreened, from the upper eyelids glandular folds converge to an imaginary line connecting the forelimbs, then diverge on the dorsum. Below, smooth.

COLOR. Above, crown of head dark grey merging on the back into the paler grey of the flanks, a single azygous black spot on dorsum above the right groin; side of face from end of snout very dark brown (tinged with green in life) with a few scarcely discernible white specks along upper lip, edged above by a light canthal line, this dark band continues through eye to the insertion of the forelimb; flanks pale grey with a few inconspicuously small flecks of white and darker grey; thigh anteriorly with a linear

series of light-edged dark dashes or blotches, posteriorly with a light (golden yellow in life) longitudinal line, more or less edged with dark brown above, and markedly so below by a broader band that extends from anus to hinder side of the knee; upper aspect of tibia pale grey with four faint crossbands of darker grey.

Below, chin and throat dark grey becoming paler posteriorly and terminating on chest; rest of undersurface creamy white, becoming yellow posteriorly and on the hind limbs; tibia strikingly blotched with variable-sized brown spots; heel to sole, as also elbow to palm, blackish brown, which colour does not extend to the digits.

Size. Length from snout to anus of ♂ holotype, 37 mm.; length of hind limb, 63 mm.

Phrynobatrachus parogoensis sp. nov.

Type. Muséum d'Histoire naturelle of Geneva, Switzerland, No. origin. 458, a gravid ♀ taken in a banana plantation at Ndzida near coast, Ivory Coast. Collected by V. AELLEN, May 25, 1953.

Paratype. Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Mass. No. origin. 459, a gravid ♀ with same data as the type.

Diagnosis. Differs from *o. ogoensis* and *o. brongersmai*, which it resembles in many respects, in the more extensive webbing of the first, second and fifth toes; probably shorter limb; and in lacking the conspicuous light and dark barring of the lips which is so characteristic of *o. ogoensis* and *o. brongersmai*; nor are there any large spots on the throat and breast of the new species.

In amount of webbing the new species approaches *plicatus* (Günther), but differs from that widespread amphibian in many ways.

Description. (Paratype variations are given in parentheses). Head slightly broader than long (slightly longer than broad); snout scarcely pointed, chiefly rounded; nostril nearer end of snout than eye; canthus rostralis rounded; loreal region somewhat oblique, scarcely concave; interorbital space as broad as (or slightly narrower than) an upper eyelid; tympanum somewhat indistinct, raised in centre, its diameter more than half that of the eye; tongue with a median papilla.

Finger tips slightly dilated and pointed, first shorter than second, which is shorter than fourth, third the longest, its length

equalling the distance from end of snout to orbit; toes with small, but distinct, pointed disks, first and second toes webbed to the disks, third with 1 phalanx free of web, fourth with 2 phalanges free, fifth webbed to disk and subequal in length to the third; an outer and an inner metatarsal tubercle which are as far from each other as is the inner from the small tarsal tubercle; tibiotarsal articulation of the adpressed hind limb reaches the tympanum; length of the tibia contained more than twice ($2\frac{1}{2}$ times) in the length from snout to anus.

Skin of head and back smooth, from the upper eyelids rather inconspicuous glandular folds converge to an imaginary line connecting the forelimbs, then diverge on the dorsum. Below, smooth.

COLOR. Above, dark brown; from snout to anus a 2 mm. ($1\frac{1}{2}$ mm.) broad light pinkish (darker in centre) vertebral line; dorsolateral area pale, mottled with darker; lips grey more or less flecked with white; side of head through nostril and eye to halfway (or groin) along flank an illdefined, more or less continuous, dark band; thighs above, pale heavily marbled with dark brown, circum-anal area dark brown extending as an ill-defined band to hinder side of the knee; upper aspect of tibia pale brown with four, conspicuous, dark brown crossbands and other scattered markings.

Below, chin and throat very pale grey dotted with white; chest, abdomen and thighs anteriorly white, thighs posteriorly vermiculated with brown; outer part of heel to sole, also elbow to palm though less noticeably, blackish brown, extending on to the toes, but not on to the fingers.

Size. Length from snout to anus of ♀ holotype (458), 26 mm., of paratype ♀ (459), 24 mm.; length of hind limbs 37 and 34 mm. respectively.

Phrynobatrachus alleni Parker

Phrynobatrachus alleni Parker, 1936, Zool. Meded., 19, p. 91: Firestone Plantation No. 3. Du River, Liberia.

♀ (559) Yapo Nord. 28.VI.53.

Toes terminate in tiny disks, the first, second, third and fifth webbed to the disks, the fourth with 2 phalanges free (except for an exceedingly narrow seam on the penultimate joint); a well-deve-

loped outer metatarsal tubercle, a small but distinct inner one, and an ill-defined tarsal tubercle; tibiotarsal articulation of adpressed hind limb reaches slightly beyond end of the snout.

Size. Length of ♀, 25 mm.

Remarks. Compared with ♂ and ♀ paratypes of *alleni*, a species hitherto known only from half-a-dozen localities in Liberia, and one in Gold Coast.

*Summary of the Extent of Webbing in these Ivory Coast
Phrynobatrachus.*

Species	Sex	No.	Number of joints free on				
			1st	2nd	3rd	4th	5th
			toes				
<i>liberiensis</i>	♂	323	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	2	3	2
»	♂	396	0 or $\frac{1}{2}$	0 or $\frac{1}{2}$	2	3	2
<i>aelleni</i>	♂	538	0	0	$1\frac{1}{2}$ or 2	3	1
<i>parogoensis</i>	♂	458	0	0	1	2	0
»	♀	459	0	0	1	2	0
<i>alleni</i>	♀	559	0	0	0	2	0

For comparison with data of Liberian species listed in LOVERIDGE (1941 *e*: 137-139).

REFERENCES ¹

of papers referred to in the text

BARBOUR, T. & A. LOVERIDGE. 1930 *a*. *Reptiles and Amphibians from Liberia*. In STRONG, R.: *Report of the Harvard-African Expedition upon the African Republic of Liberia and the Belgian Congo*. Cambridge, Massachusetts 2: 769-786, pls. I-II.

Carte provisoire de l'Afrique Occidentale française. 1939. *Côte d'Ivoire, Abidjan, au 1: 200 000*. Dressé, dessiné et imprimé par le Service géographique de l'A.O.F.

¹ Where a date is followed by a letter of the alphabet it indicates that, during the year cited, the author in question published more than one paper on African herpetology. The latter has chronological significance in a more comprehensive bibliography of African herpetology (1880-1954) which it is hoped may be published in the not too-distant future.

- LAURENT, R. 1951 c. *Catalogue des Rainettes Africaines (genres Afrixalus et Hyperolius) de la Collection du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris.* Ann. Soc. zool. Belge 82: 23-50, figs. 1-2.
- 1951 d. *Aperçu des Formes actuellement reconnaissables dans la Superespèce Hyperolius marmoratus.* Ann. Soc. zool. Belge 82: 379-397, figs. 1-15.
- 1951 f. *Sur la Nécessité de supprimer la Famille des Rhacophoridae mais de créer celle des Hyperoliidae.* Rev. Zool. Bot. afr. Bruxelles 45: 116-122.
- LOVERIDGE, A. 1941 e. *Report on the Smithsonian-Firestone Expedition's Collection of Reptiles and Amphibians from Liberia.* Proc. U.S. nat. Mus. 91: 113-140, map.
- MERTENS, R. 1938 a. *Über eine Froschsammlung aus Westafrika.* Zool. Anz. Leipzig 123: 241-245, figs. 1-2.
- NIEDEN, F. 1908 b. *Die Amphibienfauna von Kamerun.* Mitt. zool. Mus. Berlin 3: 489-518, map.
- NOBLE, G. K. 1924. *Contributions to the Herpetology of the Belgiau Congo based on the Collection of the American Museum Congo Expedition, 1909-1915. Part III. Amphibia.* Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 49: 147-347, figs. 1-8, pls. XXIII-XLII.
- PARKER, H. W. 1936 a. *The Amphibians of the Mamfe Division, Cameroons.* Proc. zool. Soc. London: 135-163, figs. 1-8, pl. I.
- PAULIAN, R. & A. VILARDEBO. 1947. *Observations sur le Régime alimentaire des Batraciens en basse Côte d'Ivoire.* Bull. Soc. zool. Fr. 71: 129-132.
-

Neue Collembolen aus Österreich

I. Material

von

Ekkehard von TÖRNE

Mit 3 Textabbildungen.

Hypogastrura quadripunctata Gisin (1944).

Syn.: *Beckerella quadriocellata* Jonesco, 1922, nec Absolon, 1900.

Syn. nov.: *Mesachorutes Jonescoi* Delamare Deboutteville, 1947.

In der Beschreibung dieser Art hat JONESCO mit keinem Wort die Furca erwähnt, ein Umstand, der zu der Vermutung Anlass gegeben hat, dass die Art keinen Sprungapparat besäße (z. B. STACH 1949, pp. 166, 170, 174 usw.). Die Grundlosigkeit einer solchen Annahme geht aber eindeutig aus JONESCOS nächstfolgender Beschreibung von *Beckerella spelaea* hervor. JONESCO schreibt zur Begründung der Zugehörigkeit der Art *spelaea* zur Gattung *Beckerella* u. a. folgendes (p. 382): „La différence essentielle entre l'*Acherontiella* et la *Beckerella spelaea* consiste en ce que la première est complètement dépourvue de fourche tandis que la seconde possède une fourche très développée.“ JONESCO hat demnach den Furcagesitz als ein selbstverständliches Merkmal der Gattung *Beckerella* angesehen. Wenn er also unter diesen Umständen die Art *quadriocellata* zur gleichen Zeit in die Gattung *Beckerella* stellt, so kann sie unmöglich furcalos gewesen sein.

Wollte man überhaupt aus JONESCOS Unterlassung einen Schluss ziehen, dann doch am ehesten den, dass die Furca keine spezifischen Besonderheiten aufwies, d. h., dass sie „ganz gewöhnlich“ aussah. Dies wird auch durch einen Fund aus einem alten

verlassenen Tiroler Bergwerk (s. u. *H. quadripunctata tiroliensis* n. ssp.) wahrscheinlich gemacht.

Eine zweite Unklarheit besteht bezüglich der Anzahl der tibiotarsalen Keulenhaare. JONESCO nennt in seiner Beschreibung nur ein Keulenhaar, obwohl er in der beigegebenen Zeichnung eindeutig zwei Keulenhaare dargestellt hat. Der Irrtum, der diesem Widerspruch zugrunde liegt, ist wohl im Text zu vermuten, da sich die Zweizahl beim Spürhaubesatz bei allen nahestehenden Arten wiederfindet. Eine Entscheidung in dieser Frage kann jedoch erst nach einer Revision der Typen gefällt werden.

Die Einordnung dieser Art in die Gattung *Hypogastrura*¹ bedarf der Rechtfertigung. *Beckerella quadriocellata* Jonesco gehört in jene Reihe von Arten und Gattungen, für die STACH (1949, S. 169) eine ausgezeichnete Übersicht veröffentlicht hat. Ergänzt man diese Formenreihe durch die Arten *boneti* Tarsia in Curia und *quadriocellata* Jonesco (sowie durch die hier zu beschreibende n. ssp. *tiroliensis*), so erweisen sich diese Arten als gestaltliche Bindeglieder zwischen den von STACH (1949) als selbständige Gattungen anerkannten Artengruppen. Eine Zusammenlegung der Gattungen, wie sie DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1947) schon angebahnt und STACH (1949), einen Schritt weitergehend, in Erwägung gezogen hat, liesse sich also durch die Berücksichtigung der obengenannten Arten gewiss noch besser motivieren. Ich habe mich daher um eine Erweiterung der Gattung *Schöttella* durch Einbeziehung der Gattungen *Choreutinula* Paclt (pro *Beckerella* Linnaniemi; Syn. *Beckerellodes* Salmon, 1945), *Mesogastrura* Bonet, *Mesachorutes* Absolon und *Typhlogastrura* Bonet bemüht. Diesen Gedanken habe ich jedoch aufgegeben, weil mir der Unterschied einer Grossgattung *Schöttella* gegenüber der Gattung *Hypogastrura* nicht gewichtiger erscheint als die von mir ebenso geringgeschätzten Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen der in Frage stehenden Formenreihe. Der letztliche Unterschied zwischen beiden Gattungen ergäbe sich aus dem Besitz bzw. Nichtbesitz eines zusätzlichen Tuberkels („accessory boss“) im Postantennalorgan.

¹ In der Nomenklatur folge ich GISEN, weil durch die noch so wohlbegründete Einführung neuer Namen (s. STACH, 1949, *Neogastruridae*, etc.) nomenklatorische Schwierigkeiten nicht beseitigt werden. Hier gibt es nur einen Weg, — den über die *Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur*, deren Entscheidung für alle verbindlich ist.

Eine solche Konzeption würde es notwendig machen, Arten wie *Hypogastrura breviempodialis* Stach und *H. gisini* Strenzke in die Gattung *Schöttela* einzubeziehen. Das Merkmal „accessory boss“ ist aber nicht immer eindeutig und oft sehr schwer zu erkennen und daher für eine Gattungstrennung nicht gut geeignet. Ich halte mich deshalb an die weite Auffassung der Gattung *Hypogastrura*, wie sie auch GISIN (1944) in seinen „Hilfstabellen“ vertreten hat. Die Unterscheidung von Artengruppen innerhalb dieser Gattung ist ein so dorniges Kapitel, dass ich mich nicht entschliessen kann, die vorstehende Art irgendeiner subgenerischen Kategorie zuzuordnen. Die vielfach vertretene Unterscheidung von Gattungen bzw. Untergattungen im Bereich der Grossgattung *Hypogastrura* ist zu einem guten Teil historisch bedingt, weil zur Zeit der Aufstellung jener Kategorien sehr viele Zwischenglieder noch nicht bekannt waren, die uns heute eine engere Gruppierung schwer machen.

Hypogastrura quadripunctata tirolensis n. ssp.

Das Collembolenmaterial, das E. KRITSCHER, J. KLIMA und G. ERTEL in den Knappenlöchern am Tschirgant (Nord-Tirol) gesammelt haben, enthielt auch 2 Tiere, die mit der Beschreibung der *Beckerella quadriocellata* Jonesco weitestgehend übereinstimmen. In seinem „Beitrag zur Kenntnis der Höhlentierwelt der nördlichen Kalkalpen“ hat mein Lehrer, Herr Prof. Dr. H. JANETSCHKE, diesen Fund unter dem Namen *Mesachorutes* s. sp. (*Beckerella quadriocellata* Jonesco aff.) angeführt, weil ich nach der ersten Bearbeitung des Materials noch eine spezifische Verschiedenheit des Tiroler Fundes angenommen hatte. Indessen erscheinen mir die Unterschiede gegenüber JONESCOS Beschreibung der *quadriocellata* zu gering, um auf Grund des vorliegenden Materials eine eigene Art zu rechtfertigen.

Im Vergleich zu JONESCOS Beschreibung kann ich folgende Abweichungen der n. ssp. *tirolensis* feststellen:

1. Die n. ssp. *tirolensis* besitzt an allen Klauen deutliche Empodialanhänge.
2. Die n. ssp. *tirolensis* besitzt eindeutig je 2 Keulenhaare an den Tibiotarsen.

Der erstgenannte Unterschied muss als gegeben hingenommen werden, denn JONESCO vermerkt in seiner Beschreibung ausdrücklich: „Absence de l'ongle inférieur“.

Der zweite Unterschied ist jedoch, wie oben ausgeführt, zweifelhaft, da im Text der Beschreibung nur ein Keulenhaar angegeben wird, während in der Zeichnung je zwei dargestellt worden sind.

Der Innenzahn an den Klauen ist beim vorliegenden Material sehr schwach entwickelt und mehr distal als bei einer der nächstverwandten Arten, der *Hypogastrura (Mesogastrura) levantina* Bonet (nach der Zeichnung von BONET zu urteilen). Die Furca gleicht jener von *inermis* und *levantina*. Die Dentes sind dorsal mit je 4 Haaren besetzt. Das Tenaculum ist dreizählig, Corpus ohne Haar. Der Ventraltubus ist jederseits mit 4 Haaren besetzt.

Ein Exemplar ist bei der Bearbeitung leider zerstört worden und das 2. (der Holotypus) ist wegen ungenügender Fixierung bei der Milchsäurebehandlung geplatzt. An dem Milchsäurepräparat sind jedoch noch alle wesentlichen Merkmale zu erkennen, nur die Ommen sind wegen der vollständigen Zerstörung des Pigments sehr schwer zu erkennen. Eine Rückbettung in Alkohol scheint mir zu gewagt, daher verbleibt der Holotypus im mikroskopischen Dauerpräparat (Milchsäure als Einschlussmittel).

Genaueres über den Fundort s. JANETSCHEK (1952, S. 11—12).

Aufbewahrungsort des Holotypus: Naturhistorisches Museum in Genf.

Tetracanthella reducta n. sp. (Abb. 1).

KENNZEICHNUNG. — Grösse bis zu 1,2 mm, blau gefärbt; mit reticuliertem Integument. Machrocheten auf dem letzten Abdominalsegment häkchenförmig endend und zum Teil schwach gekult. Die beiden medianen praespinalen Haare (s. Abb. 1) auf dem Abd. V + VI sind voneinander etwa doppelt soweit entfernt wie von den seitlich benachbarten Machrocheten. Ommen 8 + 8; Postantenalorgan länglich-oval. Tibiotarsi mit je 2 die Klauen überragenden, leicht geschwungenen Keulenhaaren. Furca und Retaculum fehlen vollständig.

VERGLEICH. — *Tetracanthella reducta* n. sp. in der *T. afurcata* Handschin sehr ähnlich. Beide Arten gleichen sich in ihrer Gesamt-

erscheinung (Färbung, Gestalt, Grösse) und dem völligen Mangel von Furca und Retinaculum.

Ein deutlicher Unterschied besteht jedoch in der Behaarung. Bei der neuen Art sind die dorsomedialen Borsten des Abd. V + VI viel weiter auseinander gesetzt als bei *afurcata*; ihr Abstand ist so gross oder grösser als derjenige der Analdornen. Ferner sind die Keulenhaare (KH)¹ der Tibiotarsen sowie die dorsolateralen Macrocheten (M) des Abd. V + VI deutlich länger. Bezeichnet man die Abstände (*a*, *b*, *c*) gemäss Abbildung 1, so kann man die Verhältnisse durch folgende Masszahlen ausdrücken:

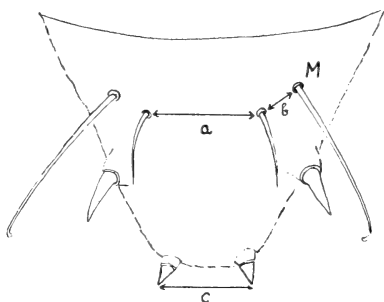


ABB. 1. — *Tetracanthella reducta* n. sp., Abd. V + VI.

	<i>reducta</i> n. sp.	<i>afurcata</i>
$a : b : c$	13 : 5 : 12 oder $a > 2b$ $a \geq c$	7 : 6 : 10 oder $a \approx b$ $a < c$
KH : Klauenaussenkante III	2 : 1	1 : 1
M : Klaueninnenkante III	4 : 1	3 : 1

WEITERE BESCHREIBUNG. — Färbung dunkelblau, Pigment körnig, grossteils sehr dicht, aber doch unregelmässig verteilt, viele helle Flecken freilassend. Integument deutlich, stellenweise grob reticuliert. (Hinsichtlich dieser Strukturen unterscheiden sich *reducta* n. sp. und *afurcata* nicht wesentlich, da bei *afurcata* nur gelegentlich eine feinere Reticulation vorkommt.)² Behaarung

¹ Die Spürhaare sind entgegen HANDSCHINS ausdrücklichem Vermerk auch bei *T. afurcata* Handsch. meist mehr oder weniger gekault, so dass sich die neue Art diesbezüglich nicht wesentlich unterscheidet.

² An meinem Tiroler Material von *Tetracanthella afurcata* habe ich die verschiedensten Abstufungen zwischen feiner Granulation und deutlicher Reticulation feststellen können. Dieser Befund gibt zu der Frage Anlass, ob diese strukturellen Verschiedenheiten des Integuments zu Recht als spezifische

ähnlich wie bei anderen Arten der Gattung (Th. II 6, Th. III 4, Abd. I—IV gewöhnlich $3 \pm$ reguläre dorsale Haarreihen). Neben den Macrocheten, die gegen das Ende des Abdomens nach Zahl und Länge stärker hervortreten, finden sich auf jedem Segment (ausser Th. I) dorsolateral auch 1—3 Paar feine (sinneshaarähnliche) Härchen¹; solche Härchen finden sich auch bei anderen Arten wie *afurcata* und „montana“ in entsprechender Form, Zahl und Anordnung. Antennalorgan und Postannalorgan typisch. Die Ommen G und H sind ähnlich wie bei *afurcata* stark reduziert. Der Empodialanhang II und III kaum halb so lang wie die Klaue und der EAI ist nur sehr schwach ausgebildet oder fehlt ganz.

Holotypus 1 ♀, 0,83 mm; Antenne: Kopfdiagonale = 10 : 13; Segmentproportionen nach Aufhellung in Milchsäure (von dorsal gemessen): Th. II bis Abd. (V + VI) = 30 : 24 : 22 : 24 : 24 : 30 : 23.

Fundort: Innsbruck, Höttinger Graben, lichte Gufl; 17 Ex. Mai 1951; vgl. Angaben bei *Pseudanuorphorus 4-oculata* n. sp.).

Der Holotypus ist ein verhältnismässig kleines aber gut erhaltenes Exemplar aus der Population. Nach Milchsäurebehandlung wird er weiter in Alkohol aufbewahrt. Aufbewahrungsort: Naturhistorisches Museum in Genf (dort auch Milchsäurepräparat eines Paratypoiden). Weiteres Material in meiner Sammlung.

Pseudanuorphorus quadrioculatus n. sp. (Abb. 2).

KENNZEICHNUNG DER ART. — Grösse um 0,52 mm. Färbung kräftig, grau erscheinend, Segmentgrenzen hell. Ommen 2 + 2, in weitem Abstand hintereinanderliegend. PAO breit eiförmig. Abd. IV mit 1 + 1, Abd. V mit 3 + 3 fein Sinneshaaren (Abb. 2b).

VERGLEICH. — Die nächststehende Art ist *Pseudanuorphorus binoculatus* Kseneman (1934). Die neue Art ist dieser in ihrer

Merkmale gewertet werden können. Die *Tetracanthella montana* Stach, deren Beschreibung auf alle von mir bisher beurteilten furcaten (aus Österreich stammenden) *Tetracanthellen* passt, ist von (der Beschreibung) der *T. alpina* nur in diesem und dem (hier unsicheren) Merkmal des Keulenhaarbesitzes unterschieden.

¹ Härchen gleichen Aussehens werden von STACH (und deswegen auch von mir) bei *Pseudanuorphorus* als Sinneshärchen bezeichnet (vgl. Abb. 2 b).

Erscheinung ähnlich (auch keine Analpapille), doch ist sie grösser, kräftiger gefärbt und nicht so dicht behaart. Beide Arten tragen seitlich am Ventraltubus je drei Haare, doch auf der Hinterseite des Tubus stehen bei *quadrioculatus* n. sp. 3, bei *binoculatus* hingegen nur 2 Haare. Die Zahl der Ommen beträgt bei *quadrioculatus* n. sp. 2 + 2, bei *binoculatus* nur 1 + 1. Das PAO der neuen Art ist deutlich breiter als eine Omme und ist dicht neben der vorderen Omme gelegen (Abb. 2a); bei *binoculatus* ist das PAO knapp ommen-

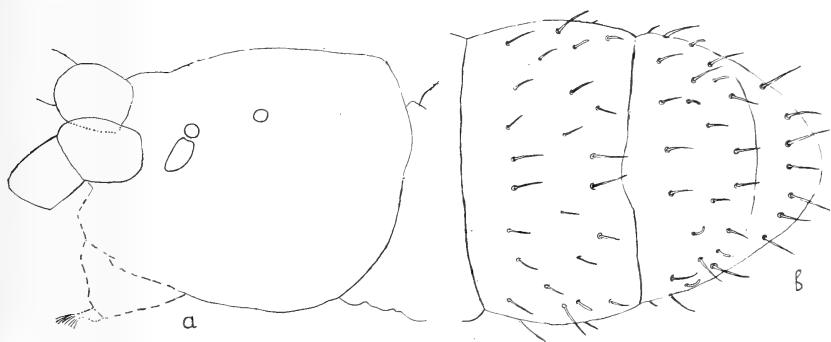


ABB. 2. — *Pseudanurophorus quadrioculatus* n. sp.

a) Kopf mit Ommen und Postantennalorgan von dorsolateral; b) Abd. IV bis VI von dorsal. (Auf Abd. IV 1 + 1 und Abd. V 3 + 3 dorsolateral stehende Sinneshaare.)

breit und um den doppelten Durchmesser einer Omme von der vorderen Omme entfernt. Das Ant. Org. III ist bei *quadrioculatus* n. sp. auffällig schwächer entwickelt als bei *binoculatus*. Während *quadrioculatus* n. sp. auf dem Abd. IV 1 + 1 und auf dem Abd. V 3 + 3 Sinneshaare besitzt, gibt es deren bei *binoculatus* nur 2 + 2 auf dem Abd. V.

BESCHREIBUNG DES HOLOTYPUS. — ♀, 0,52 mm lang. Längenverhältnis der Körperabschnitte vom Kopf (Antennenbasis bis Kopfhinterrand) bis Abd. VI = 25/4: 18, 16/ 16: 16: 17: 17: 13: 6. Antenne: Kopfdiagonale = 30: 35. Integument sehr fein granuliert. Pigment dunkel, körnig, unregelmässig verteilt. Segmentgrenzen hell. Ommen durch Anhäufung von Pigmentkörnern als schwärzliche Punkte von ihrer Umgebung abgehoben.

Behaarung spärlich, auf den Tergiten 2 - 3 Querreihen von Haaren. Haare 1 — 2 mal so lang wie die Innenkante der Kl. III.

Ommen 2 - 2, im Abstand von 3 Ommendurchmessern hintereinanderliegend. Das PAO liegt dicht bei der vorderen Omme, es ist breit, eiförmig und an dem breiteren, der Omme zugewandten Ende leicht eingedellt (Abb. 2a). Ant. Org. III wie bei *binoculatus*, jedoch schwach ausgebildet. Riechhaare auf Ant. IV in grösserer Zahl, doch nicht in typischer Ausbildung. Ähnlich wie bei *binoculatus* besitzt auch *quadrioculatus* n. sp. feine Sinneshaare auf dem Abdomen. Diese sind jedoch nur bei stärkster Vergrösserung mit Sicherheit zu erkennen. Auf dem Abd. IV steht je 1 Sinneshaar auf der Seite des Tergits und auf dem Abd. V finden sich 3 + 3 lateral bis dorsolateral. An den Tibiotarsen sind keine Spürhaare zu erkennen, die Klauen sind zahnlos, die EA sind gut halb so lang wie die Klaueninnenkannten und besitzen deutlich erkennbare gerundete Lamellen.

VORKOMMEN. — *Pseudanurophorus quadrioculatus* n. sp. habe ich an drei verschiedenen Stellen im Exkursionsgebiet von Innsbruck gefunden, zweimal in feuchten Moos (davon einmal in Massen) und einmal in einem Waldmoor in grösserer Zahl gekätschert. Der Holotypus stammt aus einer Berleseprobe die im Mai 1951 in den Gufln des Höttingergrabens (Nordkette bei Innsbruck, in etwas 1000 m. Höhe) entnommen wurde. Das Material bestand aus Algenbewuchs des Bodens und dem Moosüberzug der Wand (Höttinger Breccie mit vielen kleinen Vorsprüngen und Löchern) von zwei feuchten Stellen des sonst sehr trockenen Gewölbes.

Nach den bisherigen Befunden scheint das Vorkommen der Art an einen hohen Feuchtigkeitsgrad des Standortes gebunden zu sein. Über die Gemeinschaftsbindung lassen sich bisher noch keine Aussagen machen.

Der Holotypus und 1 Paratypoid in Alkohol, 2 Paratypoide in Milchsäurepräparaten im Naturhistorischen Museum zu Genf. Weiteres Material in eigener Sammlung.

Appendisotoma bulbosa europaea n. ssp. (Abb. 3).

Die beiden einzigen Arten dieser Gattung wurden von FOLSOM (1937) aus Nord-Amerika unter den Namen *Proisotoma bulbosa* und *Proisotoma vesiculata* beschrieben.

STACH hat später diese beiden Arten zu einer neuen Gattung, *Appendisotoma*, gestellt und als Typus *Proisotoma vesiculata* Folsom (1937) nominiert. Die generische Abtrennung dieser beiden Arten wurde vor allem auf Grund des für beide Arten so charakteristischen Merkmals, derblasenartigen Austülpungen an der Aussenseite der Dentes, vorgenommen.

Ein einziges der *Appendisotoma bulbosa* sehr nahestehendes Exemplar habe ich bei Innsbruck gefunden. Meine Bemühungen, mehr von diesem interessanten Material zu erlangen, sind ohne Erfolg geblieben.

Das Ex. ist etwa 1,2 mm. gross und besass grünlich-blaue Färbung (in Alkohol). Die Merkmale des Tieres stimmen weitgehend mit jenen überein, die Folsom für *bulbosa* beschrieben hat.

Offensichtliche Abweichungen gegenüber der Beschreibung von *bulbosa* sind folgende:

1. Besitz einer an der Aussenseite des Mucro inserierten Borste (Abb. 3, vergl. ferner Pl. 22 Abb. 242, 243 bei FOLSOM, 1937).
2. Stärkere Einfaltung der Dorsalseite der Dentes.
3. Besitz von nur 3 + 3 Zähnen am Tenaculum (gegenüber 4 + 4 bei *bulbosa*).

Wegen der sonst weitgehenden Übereinstimmung mit *bulbosa* und des vereinzelt Vorkommens möchte ich trotz dieser charakteristischen Unterschiede von einer artlichen Trennung absehen. Im übrigen erscheint mir der faktische Unterschied gegenüber der Hauptart auch garnicht vollständig gesichert. FOLSOM stellt zwar auf seinen Zeichnungen eine entsprechend der Mucronalborste von

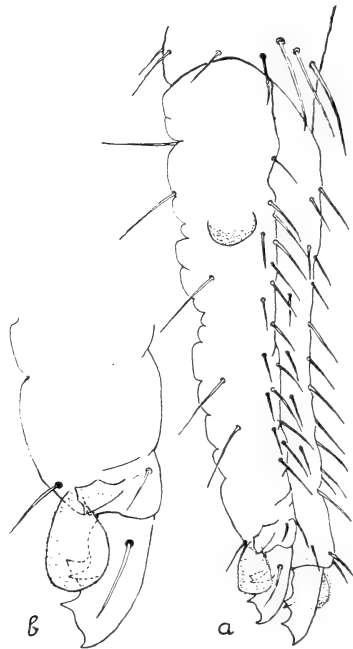


ABB. 3. — *Appendisotoma bulbosa europaea* n. ssp. a) Furca von ventrolateral; b) Mucro von lateral.

europaea n. ssp. situierte Borste so dar, als ob sie aussen am Ende des Dens inseriert sei, aber die übereinstimmende Lage (in beiden Fällen reicht die Borste bis zur Höhe des Antapicalzahnes) gibt doch zu der Frage Anlass, ob FOLSOM diesem Merkmal auch wirklich jene Aufmerksamkeit gewidmet hat, wie sie für eine bewusste und präzise Aussage darüber erforderlich ist. Auch der zweite Unterschied ist nicht so sicher, weil FOLSOM darüber nur eine sehr ungefähre Aussage macht („about eight large dorsal semicircular folds“). Erst die Revision des amerikanischen Materials wird (besonders wenn weiteres europäisches Material gefunden wird) die Grundlage für eine Klärung dieser Fragen abgeben.

Zu vermerken ist noch, dass das hiesige Tier ziemlich gleich-grosse Ommen besitzt.

Mit dieser vorläufigen Mitteilung erscheint mir das bisher einzige im palaearctischen Bereich gefundene Tier dieser Gattung hinlänglich gekennzeichnet.

FUNDORT. — Innsbruck, Gramart (in der Nähe des Gramartboden, am Beginn des „Höhl“ genannten Hohlweges). Berleseprobe aus Moospolstern am Fusse einer halb freistehenden Fichte (Herbst 1950).

Holotypus im Milchsäurepräparat im Naturhistorischen Museum zu Genf.

Oncopodura reyersdorfensis Stach (1936).

In meinem Collembolenmaterial, das ich in den Jahren 1949 bis 1951 im Exkursionsgebiet von Innsbruck gesammelt habe, befanden sich auch 12 Exemplare von *Oncopodura reyersdorfensis*. Diese Funde sind von tiergeographischem und taxonomischen Interesse.

Die *Oncopodura reyersdorfensis* ist in unseren Breiten die zweite Art, deren Vorkommen im Freiland festgestellt werden konnte. Die andere Art (*O. crassicornis* Shoeb.) habe ich im Gebiet von Innsbruck nicht gefunden. Die STACHSche Beschreibung ist mustergültig, aber dem einzigen ihm vorliegenden Exemplar fehlte der Mucro.

Das einzige was ich daher der Beschreibung noch hinzuzufügen vermag, sind Angaben über den Mucro. Der Mucro der *Oncopodura reyersdorfensis* gleicht vollständig jenem von *O. crassicornis*. Auch die Proportionen stimmen genau überein. Nach Angaben von

ABSOLON und KSENEMAN (1932, s. dort, Übersichtstabelle, S. 12) beträgt die relative Entfernung der Mucronalzähne von der Mucrobasis bei *Oncopodura crassicornis* = 17: 26: 35: 39 (= 85: 130: 175: 195). An Exemplaren der gleichen Art aus Niederösterreich (leg. Prof. Dr. Ing. H. FRANZ) habe ich das Verhältnis 80: 130: 170: 190 gemessen. Im Vergleich dazu ergaben Messungen an *O. reyersdorfensis* aus Tirol Zahlenverhältnisse wie 80: 130: 180: 200 und 85: 120: 180: 195. Geringe Abweichungen der Werte ergeben sich stets aus der verschiedenen Lage der Objekte im Präparat.

FUNDORTE.

1. Sillschlucht bei Innsbruck. Oberer Rand des mit Buchen und Fichten bestandenen NW-Steilhanges. An 2 Stellen 2 bzw. 3 Exemplare aus einer Bodentiefe von 10 bis 20 cm (9.IX.1949).
2. Stangensteig oberhalb von Innsbruck/Hötting (Süd-Exp., in etwa 850 m Höhe). Junger Mischwald (Föhren, Fichten, Tannen, Buchen, Birken und Ulmen; Bestandeshöhe bis zu 10 m). Aus einer Bodentiefe von 25- 35 cm 6 Ex. (15.IX.1949).
3. Arzler Alm, oberhalb von Innsbruck (Süd-Exp. in etwa 1500 m Höhe; verkarstetes Schafweidegebiet nordöstlich oberhalb der Alm). Aus tiefgründigem Boden eines seichten Hangabsatzes (mit *Erica carnea* und *Calluna vulgaris* bestanden) 1 Ex aus 15 cm Tiefe (20.IV.1951).

Alle Funde stammen aus vorwiegend mineralischen Schichten in grösserer Bodentiefe. Die Böden aller vier Fundorte waren vermutlich sauer.

4 Belegexemplare werden (in einem Präparat !) im Naturhistorischen Museum zu Genf aufbewahrt, 1 Exemplar wird Herrn Prof. Dr. J. STACH (Naturhist. Museum in Krakau) übersandt, weiteres Material in eigener Sammlung (Das ganze Material in mikroskopischen (Milchsäure-) Dauerpräparaten).

* * *

Herrn Dr. H. GISIN/Genf danke ich für manchen fachlichen Hinweis und freundlichen Rat sowie für seine Bemühungen bei der redaktionellen Bearbeitung des Manuskriptes.

LITERATUR

- DELAMARE DEBOUTEVILLE, Cl. 1947. *Description de Mesachorutes Marlieri* n. sp. *Remarques sur les genres Mesachorutes* Bon. Bull. Mus. Paris. (2) 19: 403-408.
- & GISIN, H. 1951. *Coll. cavern. de la Lombardie récoltés par M. M. Pavan*. Rass. Spel. Ital. 3: 133-136.
- CHAMBERLAIN, R. W. 1943. *Four new species of Collembola*. Great Basin Naturalist. 4: 39-48.
- GISIN, H. 1944. *Hilfstabellen zum Bestimmen der holartischen Collembolen*. Verh. Natf. Ges. Basel. 55: 1-130.
- JANETSCHKE, H. 1952. *Beitrag zur Kenntnis der Höhlentierwelt der Nördlichen Kalkalpen*. Jahrb. Ver. Schutze Alpenpfl. & Tiere, München 27 pp.
- PACLT, J. 1944. *Nomina nova in Collembola*. Ent. Listy 7: 92.
- STACH, J. 1947. *The apteryg. Fauna of Poland in relation to the world-fauna. Fam.: Isotomidae*. Acta Monogr. Mus. Hist. Nat. Kraków 1: 1-488.
- 1949. *Id. Fam.: Neogastruridae and Brachystomellidae*. Ibid. 2: 1-341.
- STRENZKE, K. 1954. *Verbreitung und Systematik der Collembolen der deutschen Nord- und Ostseeküste*. Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven. 3: 46-65.
- TARSIA IN CURIA, I. 1941. *Due specie nuove et una poco nota di Collemboli cavernicoli d'Italia*. Ann. Mus. Zool. R. Univ. Napoli. (n. s.) 7: Nr. 10.

Bezüglich weiterer Literatur verweise ich auf das ausführliche Verzeichnis von GISIN (1944).

Université de Lausanne

Travaux du Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée

Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae.

par

Robert MATTHEY

Avec 114 figures dans le texte.

Publication subventionnée par le Fonds national suisse
de la recherche scientifique.

SOMMAIRE

Introduction	163
Etude de 14 espèces et sous-espèces nouvelles pour la Cytologie	165
Cytologie comparée et taxonomie des Microtinés	196
A. Généralités	196
B. Lemmings et Campagnols	198
C. Les <i>Pitymys</i>	201
D. Les <i>Arvicola</i>	203
Conclusions	204
Bibliographie	205

INTRODUCTION

Quelques mots suffiront puisque ce travail n'est pas autre chose que la continuation des recherches exposées dans mes deux mémoires de 1953 et 1954. Ceux-ci présentaient les caractères chromosomiques de 50 espèces de *Muridae* dont 33 n'avaient

jamais été étudiées. Ces premières investigations ont naturellement suscité un certain nombre de problèmes à la solution desquels je me suis attaché et qui dictaient le choix du matériel à étudier. Le cas si curieux des *Ellobius* (MATTHEY, 1954) n'est pas encore élucidé bien que j'aie examiné un nombre élevé de sujets. Cependant, je puis déjà affirmer que le nombre insolite $2N = 17$ établi chez la femelle par l'étude de la lignée myéloblastique caractérise également d'autres lignées somatiques, celles des cellules folliculaires et thécales de l'ovaire. Il est donc très probable que le nombre diploïde 17 est constant dans les deux sexes. Les données relatives à *Ellobius* ne sont pas retenues dans ce travail mais feront l'objet d'une publication spéciale.

Les conditions chromosomiques ayant été établies chez de nombreux *Microti*, l'étude des *Lemmi*, considérés souvent comme des formes archaïques de *Microtinae*, devenait très désirable. Mes nombreuses recherches pour me procurer des espèces scandinaves sont demeurées vaines; par contre, le professeur K. Fisher (Université de Toronto) m'a envoyé deux ♂♂ de *Dicrostonyx groenlandicus*.

Une observation fortuite m'ayant révélé l'existence de différences chromosomiques dans le genre *Arvicola*, genre dont la taxonomie est des plus difficiles, j'ai commencé une enquête sur la cytologie de ces Campagnols: grâce au concours du Dr Baltazard (Institut Pasteur de Téhéran), du Dr Euzet (Station biologique de Sète), du Dr Giban (Institut national de la recherche agronomique de Versailles), de M. Pedraita (Service de la Chasse et de la Pêche du Canton du Tessin), j'ai obtenu des exemplaires d'*Arvicola terrestris persicus*, d'*A. sapidus*, d'*A. terrestris italicus*.

D'autre part, la position systématique du curieux *Pitymys fatioi*, endémique dans la vallée de Zermatt, a pu être élucidée grâce à l'envoi d'un *P. multiplex* tessinois par M. Cavalli, chef de cultures.

Un autre *Pitymys* européen, *P. 12-costatus* a été analysé, trois exemplaires de cette espèce m'ayant été livrés par le Dr Bourniez (École nationale d'Agriculture, Montpellier). La comparaison des *Pitymys* paléarctique et néarctique m'a été possible, car j'ai reçu du Dr Anderson (Museum of Natural History, Lawrence, Kansas) et du Dr Benton (State University of New-York, Albany) des *Pitymys pinetorum* des Etats-Unis.

Je dois en outre au Dr Anderson deux représentants du genre *Microtus*, *M. (Pedomys) ochrogaster* et *M. longicaudus*.

La collaboration avec le Dr Petter (Muséum de Paris), spécialiste de rongeurs sahariens a continué: outre plusieurs espèces appartenant à des familles autres que les *Muridae*, je suis redevable au Dr Petter de nombreux spécimens de *Gerbillus gerbillus* où j'ai découvert un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples, de *Psammomys obesus*, de *Pachyuromys duprasi*, de *Mus musculus spretus* et d'un *Mastomys* de l'Oubanghi. Enfin le Dr Petter et moi-même espérons pouvoir, dans l'avenir, collaborer avec le Dr Wahrman (Université de Jérusalem) qui poursuit en Palestine des investigations parallèles aux nôtres. C'est pour moi le plus agréable des devoirs que de remercier tous mes aimables correspondants.

Je remercie également mon collègue, le professeur Ch. Blanc, qui a bien voulu examiner les problèmes de statistique qui se sont posés à moi au cours de ce travail.

Ma technique est demeurée celle que j'ai décrite en 1953 pour les préparations par écrasement de fragments testiculaires pré-traités à l'eau, dans mes travaux antérieurs (MATTHEY, *passim*, 1936-1952) pour les coupes fixées selon la méthode classique de MINOUCHI.

ÉTUDE DE 14 ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES DE MURIDÉS NOUVELLES POUR LA CYTOLOGIE

Sous-famille des Murinae

1. *Mastomys* sp. (fig. 1-5).

Le sujet étudié provenait de Bambari (Oubanghi) et sa détermination exacte n'a pas été possible. Comme sa formule chromosomique diffère de celle de *M. coucha* Smith (= *M. natalensis* Smith) que j'ai décrite en 1954, il est probable que nous avons affaire à une espèce différente.

Divisions spermatogoniales (fig. 1, 2 et 5).

Le nombre diploïde est égal à 32. Bien que les métaphases étudiées soient très claires, il est difficile, comme chez tous les Rats, de préciser la position des centromères. La plus grande paire est

franchement hétéromorphe et très semblable à celle que forment, chez *M. natalensis*, les chromosomes sexuels: l'**X** est un sub-métacentrique (rapport des bras = $2/3$), l'**Y** est presque acro-



FIG. 1-4. — *Mastomys* sp.

Fig. 1 et 2: métaphases spermatogoniales. — Fig. 3 et 4: métaphases I. — 1800.

centrique (environ $1/4$). Les autosomes forment une série dont les éléments sont de taille assez régulièrement décroissante, de 6 à $0,8 \mu$. La plupart sont des acrocentriques à bras court cependant bien net (environ $1/5$); 4 à 5 couples pourraient être métacentriques.

Divisions méiotiques (fig. 3-4).

D'entre les 16 bivalents, le couple hétérochromosomique est immédiatement reconnaissable à sa grande taille et à son asymétrie. L'X et l'Y relèvent de mon type I (MATTHEY, 1954), morpho-

Mastomys natalensis



Mastomys sp.



FIG. 5.

Sériation des chromosomes chez *Mastomys natalensis* et *M. sp.*

logie très exceptionnelle chez un *Murinae* et que j'ai déjà signalée chez *M. natalensis*. Hétérochromosomes et autosomes subissent une elongation très marquée dès le début de la métaphase I. La figure 4 permet d'identifier quatre grandes tétrades franchement métacentriques alors que les autres bivalents sont vraisemblablement issus de chromosomes acrocentriques. La disjonction de l'X-Y est constamment pré-réductionnelle.

Comparaison de *M. natalensis* et de *M. sp.*

L'étroite parenté des deux espèces se manifeste clairement, en particulier par la configuration hétérochromosomique (type I). Cependant le nombre $2N$ qui est de 36 chez *M. natalensis* est de 32 dans l'espèce de l'Oubanghi. Cette différence est-elle imputable à des fusions centriques? Les caryogrammes de la figure 5 et la comparaison des métaphases I représentées dans ce travail avec celles que j'ai publiées en 1954 rendent l'hypothèse assez probable, encore que, comme je l'ai indiqué plus haut, le type d'attachement des chromosomes soit trop difficile à élucider pour qu'une affirmation formelle soit permise. Quoi qu'il en soit, les deux formes de *Mastomys* que j'ai étudiées sont très proches l'une de l'autre alors que leurs caractères hétérochromosomiques les situent loin des *Rattus s. s.* lesquels relèvent toujours du type III¹.

2. *Mus musculus spretus* Lataste (fig. 6-7).

Cette petite sous-espèce à pelage ras est abondante dans les vignes des environs d'Oran. Un mâle a été mis en compagnie de

deux Souris blanches femelles avec lesquelles il s'est accouplé très volontiers, malgré la forte différence de taille: les deux premières portées comprennent 10 petits qui sont tous gris.

Divisions spermatogoniales (fig. 6).

Les 40 chromosomes, caractéristiques de toutes les espèces de *Mus* étudiées jusqu'ici, se retrouvent, acrocentriques, et forment une série d'éléments de taille régulièrement décroissante.



FIG. 6-7. -- *Mus musculus spretus*.

Fig. 6: métaphase spermatogoniale.

Fig. 7: métaphase I. — $\times 1.800$.

¹ MUELDAE (1950) a compté environ 24 chromosomes chez *Rattus coucha ugandae*. En absence de toute figure et d'une description précise, cette numération ne peut être retenue.

Divisions méiotiques (fig. 7).

D'entre les 20 bivalents, le complexe **X-Y** (Type III) ressort immédiatement, l'**X** étant grêle et relativement plus allongé, m'a-t-il paru, que chez la Souris blanche. Quelques mesures comparatives ne permettent cependant pas de considérer la différence comme significative.

Sous-famille des Gerbillinae

3. *Gerbillus gerbillus* Olivier (fig. 8-30).

J'ai fait connaître (1952, 1953, 1954 *a*) les conditions chromosomiques chez trois espèces de *Gerbillus*: *G. campestris* et *G. garamantis* ont respectivement 56 et 54 chromosomes, les ♂♂ étant dotés d'un couple **X-Y** du type I, habituel dans la sous-famille; l'**X** est métacentrique, l'**Y** sub-métacentrique et les deux hétérochromosomes de grande taille. Chez *G. pyramidum*, le nombre diploïde est de 40; à la méiose, il y a formation facultative d'un quadrivalent sexuel, le couple **X-Y** pouvant s'associer à un bivalent autosomique. Chez *G. gerbillus*, les faits sont parfaitement clairs, mais l'interprétation difficile.

Divisions spermatogoniales (fig. 8-13 et 25-29).

Le nombre diploïde est égal à 43, l'élément impair étant représenté par un chromosome acrocentrique (env. 1/6) de grande taille (de 7 à 9 μ). Les autres éléments peuvent être distribués en 21 paires, les dimensions décroissant très graduellement d'un couple au suivant. Les figures les mieux fixées (par exemple les fig. 8, 12, 13 et les sériations correspondantes, 26, 28, 25) permettent de préciser la position du centromère, médiane ou submédiane pour tous les chromosomes.

Divisions diploïdes chez la femelle (fig. 14, et 30).

Des « squashes » d'ovaire m'ont permis d'obtenir quelques métaphases folliculaires d'une fixation moins fine que ce n'est le cas pour les mitoses spermatogoniales, mais où le dénombrement est aisé. Le grand chromosome, impair chez le mâle, est représenté deux fois. D'autre part le nombre diploïde total est de 42. La pré-

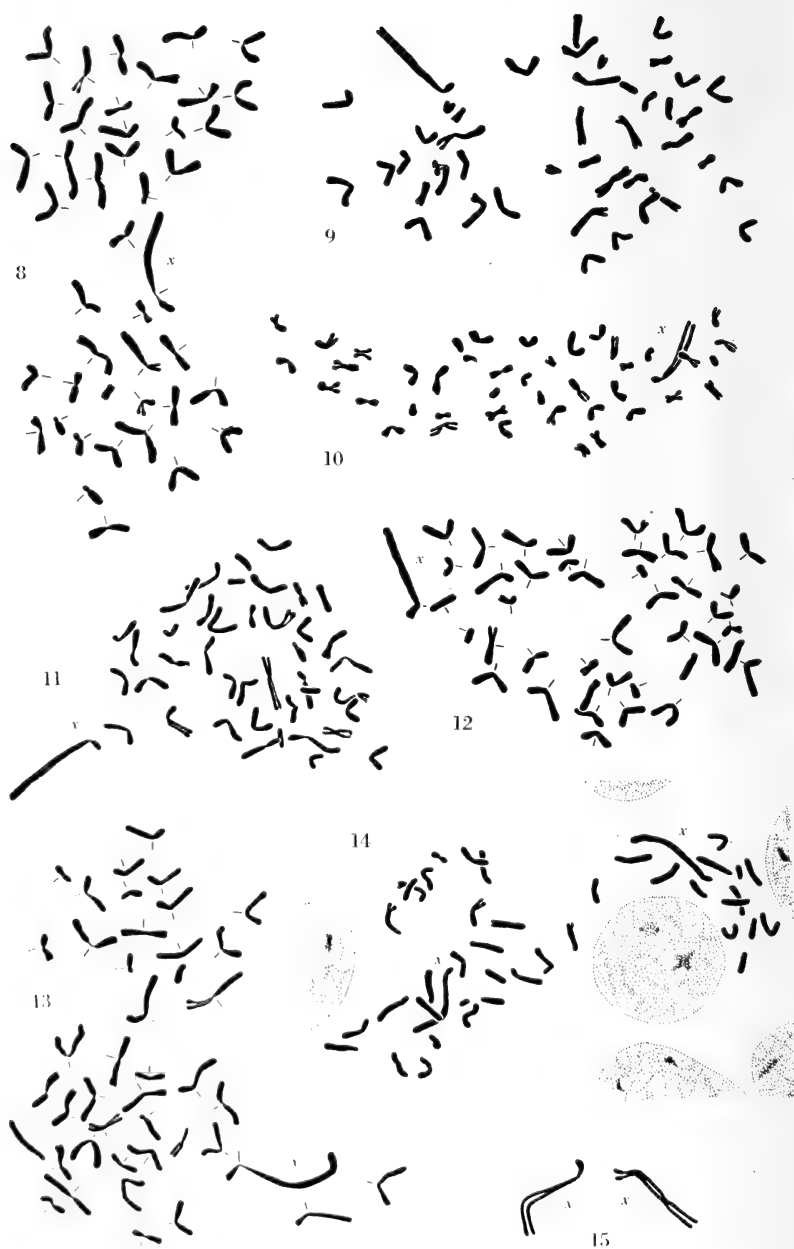


FIG. 8-15. — *Gerbillus gerbillus*.

Fig. 8-13: métaphases spermatogoniales. — Fig. 14: métaphase folliculaire ovarienne. Fig. 15: les deux X d'une métaphase folliculaire. — $\times 1.800$.

sence d'un trivalent sexuel $X-Y_1Y_2$ chez le ♂ devient ainsi très probable, ce que l'étude de la méiose confirme pleinement.

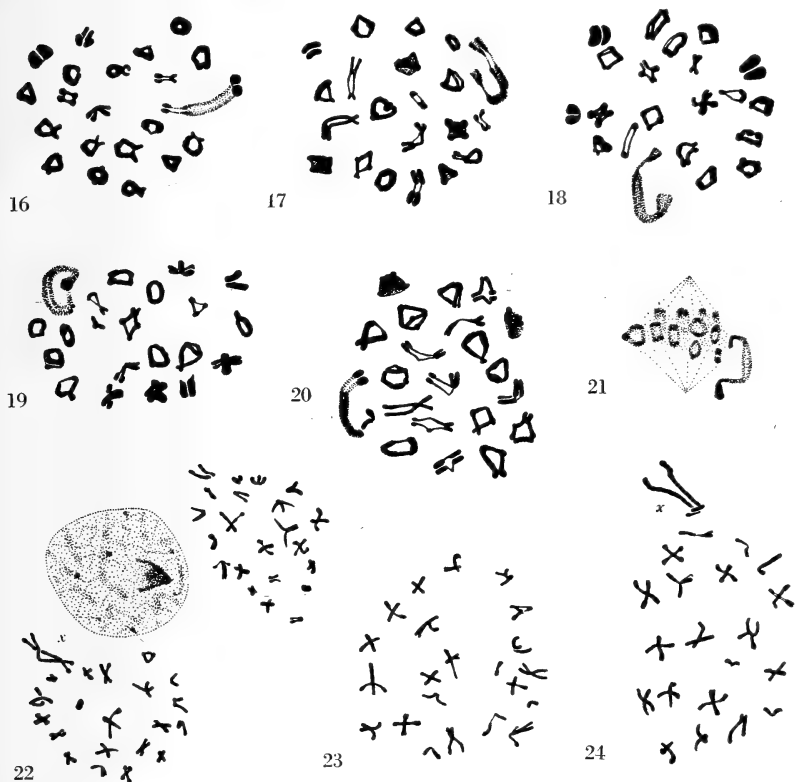


FIG. 16-24. — *Gerbillus gerbillus*.

Fig. 16-20: métaphases I. — Fig. 21: métaphase I, de profil (coupe). — Fig. 22-24: métaphases II, deux avec l' X , deux sans l' X . — $\times 1.800$.

Divisions méiotiques du mâle (fig. 16-24.)

La métaphase I forme une constellation de 20 bivalents autosomiques et d'un trivalent sexuel. Celui-ci est fortement épaissi, hétérochromatique et sa constitution ressort le plus nettement en étudiant des coupes où le fuseau est vu de profil (fig. 21). L' X figure alors un chromosome acrocentrique dont la portion centromérique, disposée transversalement, est fortement étirée, le bras court étant parallèle à l'axe du fuseau et situé dans le plan équatorial. Le bras long, indistinctement fissuré, souvent flexueux, s'étend jusqu'au niveau d'un centrosome. A son extrémité distale un court bivalent

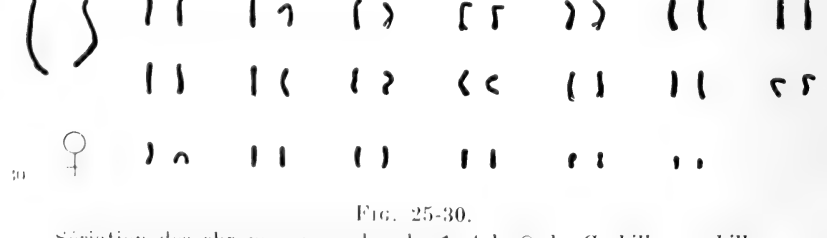
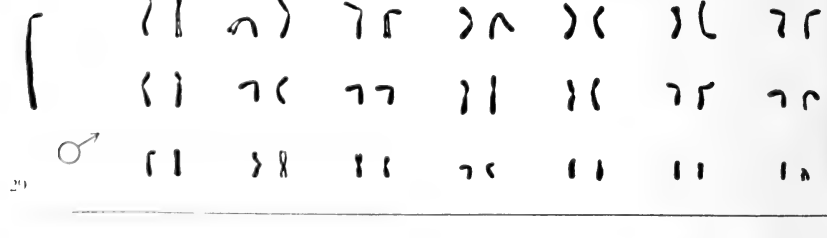
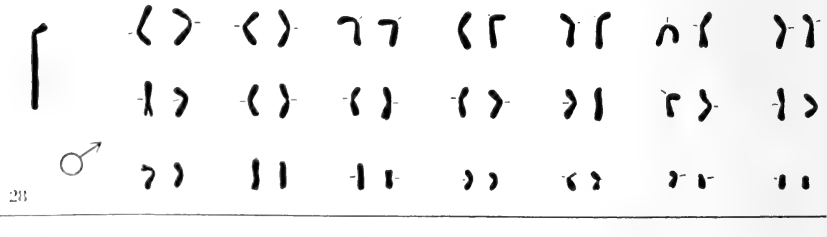
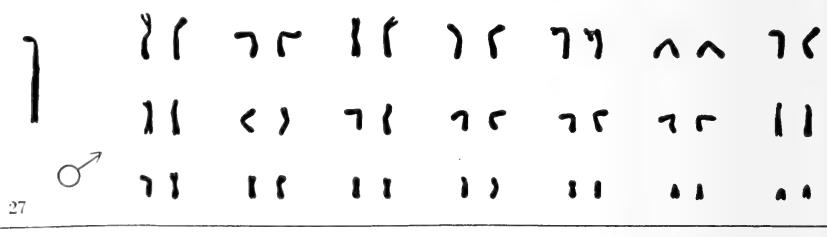
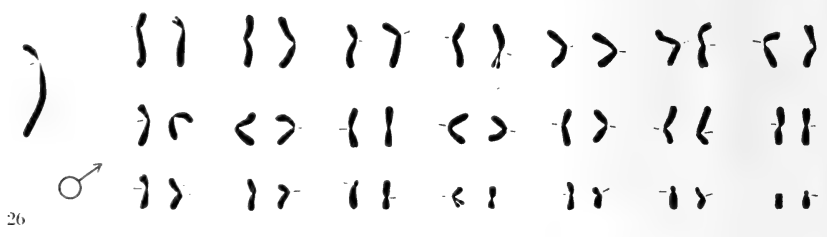
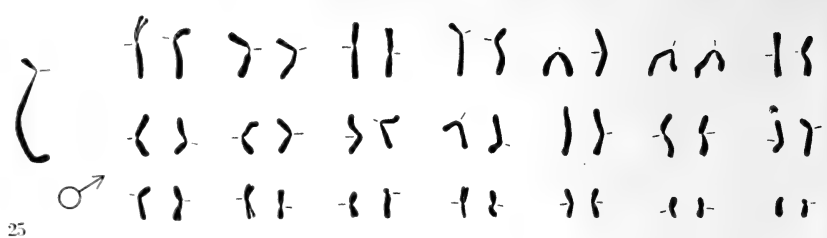


FIG. 25-30.
Sériation des chromosomes chez le ♂ et la ♀ de *Gerbillus gerbillus*.

cordiforme se trouve suspendu. Il est facile d'identifier le grand élément avec le chromosome impair observé dans les divisions diploïdes et qui représente l'**X**. Quant aux deux éléments placés dans le prolongement de l'extrémité de l'**X**, ils peuvent être désignés comme **Y**₁ et **Y**₂.

L'examen du trivalent sexuel dans les «squashes» ne permet pas de préciser la nature de la connexion entre l'**X** et les **Y**: la figure 16 montre des **Y** que l'on pourrait prendre pour les extrémités renflées des chromatides de l'**X**; la figure 17, au contraire, manifeste, dans la zone d'union, un fort étirement achromatique de deux chromatides. Souvent le bivalent se replie sur lui-même, les **Y** se trouvant alors en contact avec le bras court de l'**X** et le trivalent prenant une forme elliptique (fig. 19). Enfin, dans la figure 20, seul l'un des **Y** est rattaché à l'**X**. Si la connexion est de nature chiasmatisque, ce que nous n'avons aucune raison de supposer, il faudrait admettre l'existence d'un chiasma triple entre l'**X** et les deux **Y**.

La disjonction anaphasique n'a pu être observée directement; la séparation en **X** et **Y**₁**Y**₂ peut être déduite de l'étude de la seconde division de maturation.

Les métaphases II (fig. 22-24) sont en effet de deux types; les unes renferment l'**X** (fig. 22, à gauche, et fig. 24) mais ne comptent que 21 chromosomes; les autres (fig. 22, à droite et fig. 23) sont dotées de 22 éléments et dépourvues du grand **X** acrocentrique et complètement fissuré des divisions de la première catégories.

Interprétation.

Chez tous les *Gerbillinae* (genres *Meriones*, *Tatera*, *Desmodillus*, *Gerbillus*) l'**X** est un élément méta- ou sub-métacentrique, alors qu'il est acrocentrique chez *G. gerbillus*. D'autre part, l'**Y** des *Gerbillinae* a généralement une morphologie très voisine de celle de l'**X** avec, cependant, une tendance plus marquée à l'asymétrie, alors que chez *G. gerbillus*, cet **Y** est remplacé par deux petits éléments.

Chez *G. pyramidum* (MATTHEY, 1954), il existe un quadri-valent sexuel constitué par un couple **X-Y** normal et une paire de petits autosomes. L'association — facultative — s'explique par une translocation réciproque entre l'extrémité d'un bras de l'**X** et l'extrémité d'un bras d'un petit autosome.

La question se pose alors de savoir si le mécanisme observé chez *G. gerbillus* dérive de celui, plus simple, décrit chez *G. pyramidum*, ou bien si des chromosomes sexuels multiples sont apparus à deux reprises, et d'une manière indépendante, dans le genre qui nous occupe. Cette seconde éventualité semble improbable en raison du fait que, chez les Euthériens, il n'y a que trois cas connus de chromosomes sexuels multiples. Il serait surprenant que deux d'entre eux fussent apparus indépendamment dans le même genre. D'autre part, *G. pyramidum* et *G. gerbillus* apparaissent assez voisins systématiquement: ELLERMAN (1941) les place dans le même sous-genre mais dans deux groupes d'espèces différents immédiatement juxtaposés.

La dérivation *pyramidum-gerbillus* est toutefois malaisée à admettre: si nous appelons **X**, **Y**, **a₁**, **a₂** les 4 chromosomes qui forment le quadrivalent de *G. pyramidum*, la formule du trivalent de *G. campestris* serait **X a₁** (= **Y₁**), **a₂** (= **Y₂**). Nous aurions alors à rendre compte des faits suivants: 1) la transformation de l'**X** métacentrique en acrocentrique, ce qui pourrait être imputé à une inversion péricentrique; 2) la disparition totale de l'**Y** primitif; 3) la non-coorientation de **Y₁Y₂** (si ces chromosomes sont homologues de **a₁a₂**); 4) le mécanisme d'association entre **X** et **Y₁Y₂** (triple chiasma ou attraction de télomères). Chacun de ces points suscite de grosses difficultés théoriques et, en absence de faits nouveaux que l'analyse extensive du genre pourra peut-être livrer, il me semble prématuré d'avancer des hypothèses fragiles.

4. *Pachyuromys duprasi* Lataste (fig. 31 et 32).

Je n'ai disposé que d'un seul mâle de cette rare espèce appartenant à l'un des genres les plus spécialisés de la sous-famille. La spermatogénèse était peu abondante et l'analyse n'a porté que sur quelques divisions diploïdes.

Divisions spermatogoniales (fig. 31 et 32).

L'espèce est caractérisée par un nombre diploïde de 54. En absence de documents relatifs à sa méiose, il est difficile de reconnaître les hétérochromosomes: cependant, un élément plus long que tous les autres apparaît nettement dans la figure 31 et peut être soit l'**X**, soit l'**Y**. Dans la figure 32, les deux plus grands chro-

mosomes forment un couple légèrement asymétrique très semblable à ce que nous trouvons en général chez les *Gerbillinae* (type I). Le mode d'attachement des autosomes et leurs dimensions sont très variés; le nombre de métacentriques est compris entre 16 et 20. Par sa formule chromosomique, *Pachyuromys* est un *Gerbillinae* typique.



FIG. 31-32. — *Pachyuromys duprasi*.

Fig. 31 et 32: métaphases spermatogoniales. — $\times 1.800$.

5. *Psammomys obesus* Cretzchmar (fig. 33-36).

Le genre *Psammomys* est très voisin du genre *Meriones* dont j'ai étudié plusieurs espèces.

Divisions spermatogoniales (fig. 33 et 34).

Le nombre diploïde est égal à 48; 6 à 8 paires sont nettement métacentriques, l'**X** et l'**Y** ne pouvant être identifiés avec certitude.

Divisions méiotiques (fig. 35 et 36).

La métaphase I présente une constellation de 24 bivalents. Lorsque les tétrades autosomiques sont fortement condensées (fig. 35), le couple **X-Y** est facile à reconnaître et manifeste alors la morphologie habituelle des hétérochromosomes de *Gerbillinae*: les deux éléments sont sub-métacentriques, l'**X** étant moins asymétrique que l'**Y**.

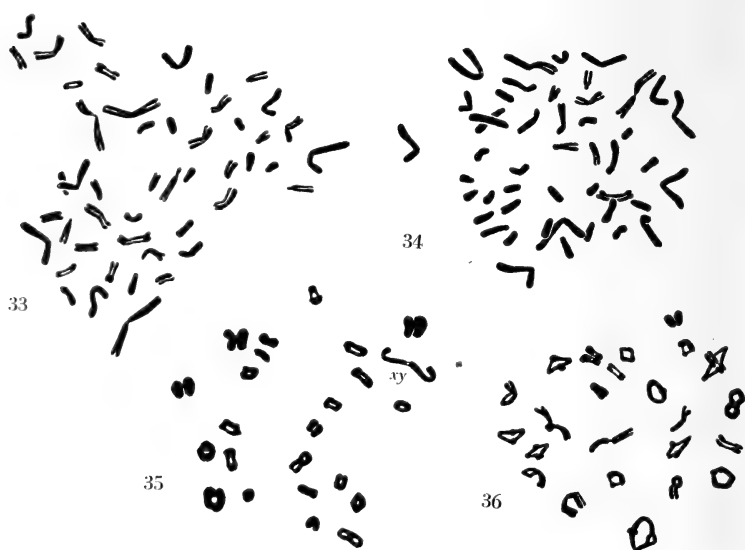
FIG. 33-36. — *Psammomys obesus*.

Fig. 33 et 34: métaphases spermatogoniales. — Fig. 35 et 36: métaphases I.
 $\times 1.800$.

Sous-famille des *Microtinae*

6. *Dicrostonyx groenlandicus* Traill (fig. 37-44).

Alors que de nombreux *Microti* ont été étudiés, le groupe des *Lemmi*, généralement considéré comme constitué de *Microtinae* archaïques, demeurerait complètement inexploré. Les résultats qui suivent comblent partiellement cette lacune de nos connaissances.

Divisions spermatogoniales (fig. 37-41).

Le nombre diploïde de *Dicrostonyx* est de 44. Je considère qu'il s'agit là de la formule typique encore que certaines cinèses, quoique parfaitement claires, ne montrent que 42 éléments (fig. 39 et 41). Les métaphases sont en général moins nombreuses et moins accessibles à l'analyse que les prométaphases. L'une d'entre elles (fig. 41) montre 4 grands métacentriques qui, avec une quinzaine d'acrocentriques relativement longs, forment une couronne autour d'un groupement central de chromosomes plus petits. Ces 4 grands métacentriques sont également bien visibles dans la figure 37 où deux grands sub-métacentriques apparaissent également. La figure

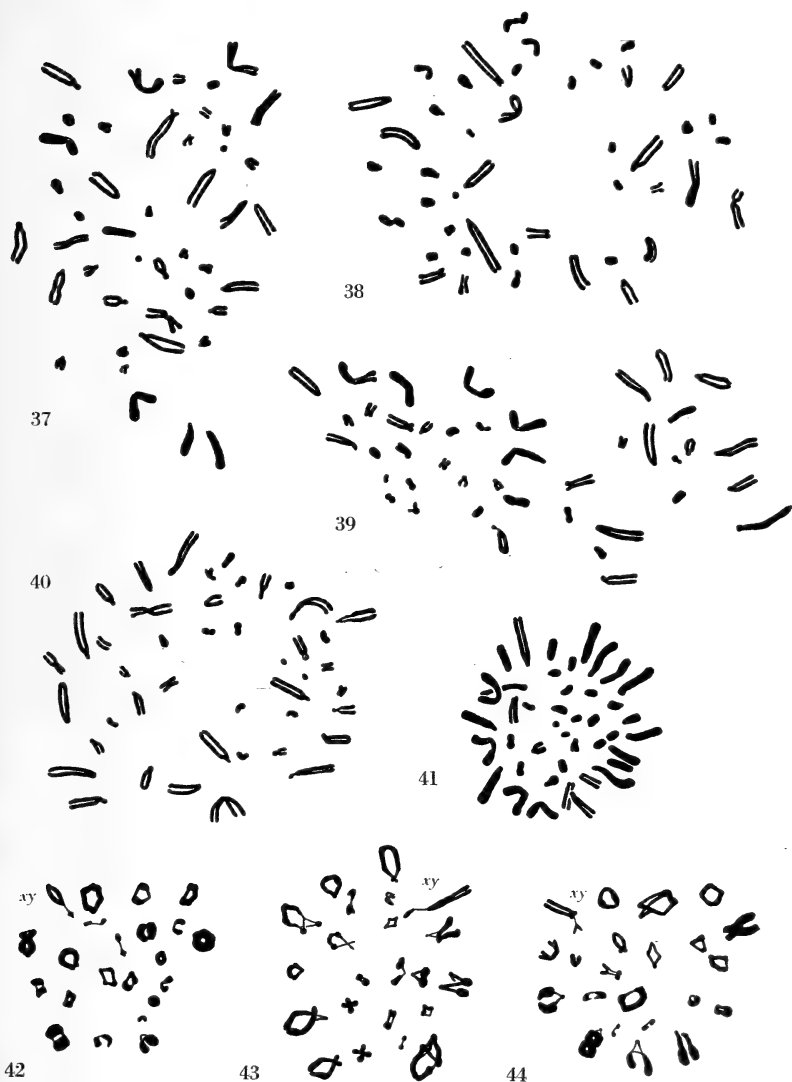
FIG. 37-44. — *Dicrostonyx groenlandicus*.

Fig. 37-41: métaphases spermatogoniales. — Fig. 42-44: métaphases I. — $\times 1.800$.

38 renferme elle aussi 4 métacentriques, alors qu'il n'y en a que 2 dans la figure 40. Il me serait facile de multiplier les exemples d'exceptions, soit à la loi de constance numérique, soit à la loi de la constance de la forme, chez ce Lemming comme chez beaucoup

d'autres *Muridae*. Les « squashes » prétraités offrent, dans les cas favorables, tant de cinèses parfaitement fixées et d'interprétation univoque qu'il devient difficile d'admettre dans tous les cas des erreurs d'observation. Provisoirement, nous pouvons supposer que les figures « aberrantes » ne trouvent pas place dans la lignée spermatogénétique « normale »¹. Je me réserve de consacrer une étude spéciale à ce sujet tout en émettant, dès maintenant, une hypothèse que mes observations rendent assez plausible: à la fin de la période de spermatogénèse annuelle, chez les sujets fixés en automne, la proportion de formules aberrantes augmente.

44 chromosomes dont 4 grands métacentriques représentent l'équipement normal de *Dicrostonyx*.

Divisions méiotiques (fig. 41-44).

Le complexe sexuel est facile à reconnaître et relève de mon type III D (MATTHEY, 1954). L'**X** est un élément allongé, apparemment acrocentrique ou même télocentrique, selon que l'on admet ou non que la portion très étirée qui le prolonge proximale-ment et l'associe à l'**X** représente un bras court. L'**X**, long de 3-4 μ , est nettement fissuré en deux chromatides et il en est de même pour l'**Y** presque punctiforme (0,3 μ). La disjonction du couple hétérochromosomique a constamment lieu à l'anaphase I. Les 21 tétrades autosomiques sont dotées, les plus grandes de deux chiasmas terminalisés à la métaphase, les plus petites d'un seul chiasma.

7. *Microtus longicaudus* Merriam (fig. 45-48).

Cette espèce américaine présente certaines affinités avec le *M. nivalis* de l'ancien-monde.

Divisions spermatogoniales (fig. 45-46).

Le nombre des chromosomes est modal pour un *Microtus*: $2N = 56$. Par contre, alors que les *Microtus* à 54 ou 56 chromosomes ne possèdent habituellement que des acrocentriques, le nombre de métacentriques est très élevé chez *M. longicaudus*; au total plus de la moitié de l'équipement diploïde est formé de **V** ou d'élé-

¹ Ces lignes étaient écrites lorsque j'ai eu connaissance du travail où BEATTY (1954) aborde ce problème.

ments sub-métacentriques. Il s'agit d'un cas exceptionnel dont j'ai rencontré l'équivalent chez *Mesocricetus auratus* (1952): au lieu d'une évolution par fusion centrique qui aurait diminué le nombre diploïde, selon le schéma $2\text{ I} \longrightarrow 1\text{ V}$, il y a transformation directe d'acrocentriques en métacentriques, le mécanisme responsable étant l'inversion péricentrique. Qu'il en soit bien ainsi

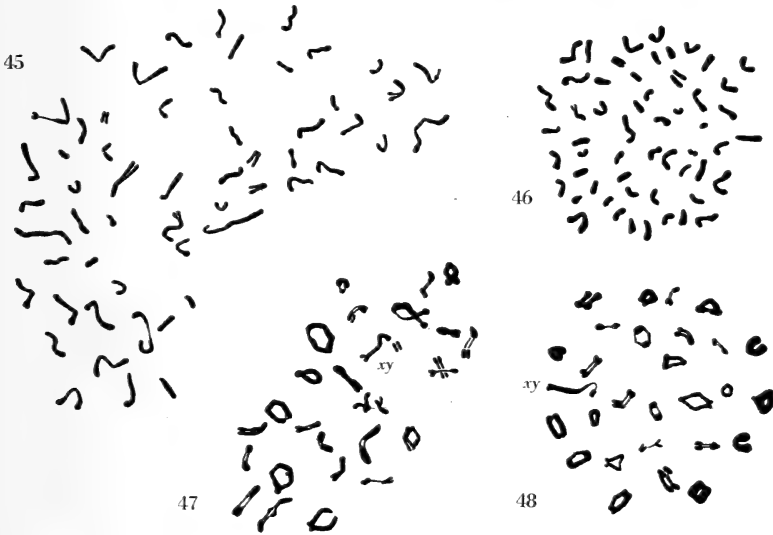


FIG. 45-48. — *Microtus longicaudus*.

Fig. 45 et 46: métaphases spermatogoniales. — Fig. 47 et 48: métaphases I.
— $\times 1.800$.

résulte de la petite taille des chromosomes métacentriques et du nombre diploïde franchement modal. Une confirmation supplémentaire pourrait être tirée d'une comparaison de *M. longicaudus* américain avec *M. nivalis* européen, ces deux espèces ayant un certain nombre de caractères communs (coloration, longue queue). *M. nivalis* (MATTHEY, 1947, 1953) a lui aussi 56 chromosomes mais qui sont tous acrocentriques, à la seule exception des hétérochromosomes (type I).

Divisions méiotiques (fig. 47 et 48).

Il existe 28 bivalents. Le complexe X-Y est de type III B, l'X allongé ayant un bras court très bien marqué alors que l'Y est punctiforme. La disjonction est constamment pré-réductionnelle.

8. *Pedomys ochrogaster ochrogaster* Wagner et
P. ochrogaster haydenii Baird (fig. 49-56).

Les auteurs américains (HALL et COCKRUM, 1953) considèrent les *Pedomys* comme un sous-genre des *Microtus*. ELLERMAN (1941)

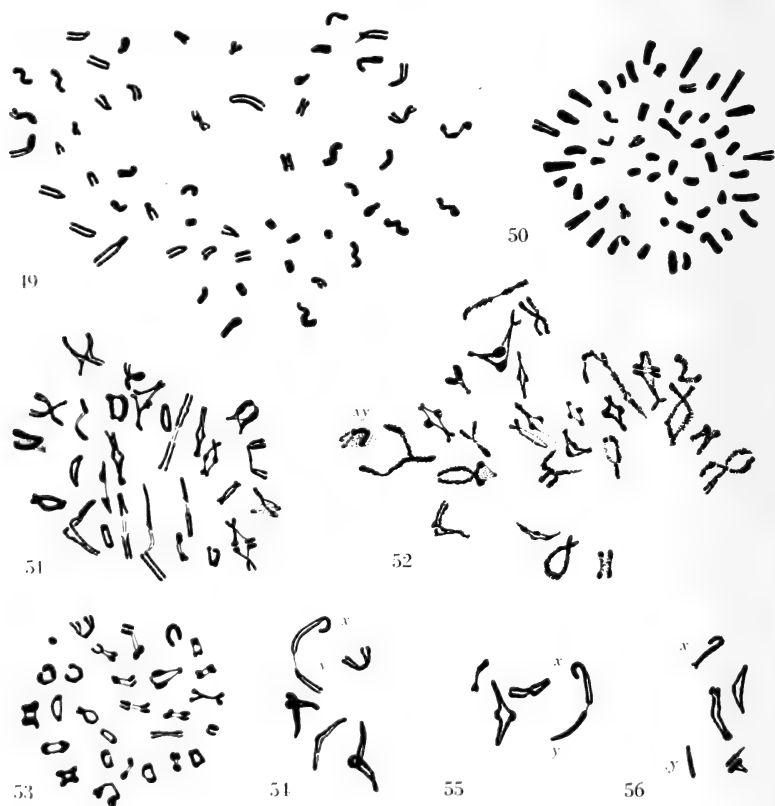


FIG. 49-56. — *Pedomys ochrogaster*.

Fig. 49 et 50: métaphases spermatogoniales. — Fig. 51-53: métaphases I. —
 Fig. 54-56: le comportement des hétérochromosomes à la métaphase et à
 l'anaphase I. — $\times 1.800$.

n'assimile pas les *Pedomys* aux *Microtus* mais les considère comme
 n'étant pas génériquement séparables des *Neodon*.

Divisions spermatogoniales (fig. 49 et 50).

L'espèce présente le nombre modal le plus fréquent chez les
Microtinae: $2N = 54$. La figure 49 correspond à une prométaphase:

les flexuosités que manifestent plusieurs chromosomes ne sont pas révélatrices de la position du centromère mais sont les vestiges de la spirale relique. La figure 50, métaphase typique, témoigne du caractère acrocentrique de la plupart des éléments, encore que l'existence de quelques paires sub-métacentriques ne soit pas douteuse. La taille des éléments décroît d'une manière régulière des chromosomes les plus longs aux plus petits.

Divisions méiotiques (fig. 51-56).

L'examen des 26 bivalents autosomiques confirme le caractère acrocentrique de la majorité des chromosomes et aussi l'existence de quelques sub-métacentriques. La figure 52 est une diploténie avancée où le complexe **X-Y** revêt un aspect vésiculeux. Au cours de la métaphase, les hétérochromosomes sont difficiles à identifier, alors qu'à l'anaphase leur comportement est très clair: les figures 54-56 montrent un **X** sub-métacentrique (1/2,5) long de 4 μ et un **Y** acrocentrique un peu plus petit que le bras long de l'**X** et mesurant environ 2,5 μ . L'**X** est placé dans le prolongement du bras long de l'**X** et relié à lui par un connectif étiré. Nous avons donc affaire au type II sous une forme très voisine de celle des *Pitymys*. La disjonction est pré-réductionnelle.

9. *Pitymys multiplex multiplex* Fatio et *P. fatioi fatioi* Mottaz (fig. 57-62).

Le second de ces *Pitymys* a été décrit par MOTTAZ (1909) sous le nom de *P. multiplex fatioi* et considéré par conséquent comme une sous-espèce. MILLER (1912) a élevé *P. fatioi* au rang d'espèce et remarque que ce Campagnol se rapproche plus de *P. druentius* Miller des Basses-Alpes françaises que du *P. multiplex* du nord de l'Italie et du Tessin. ELLERMAN (1941) donne lui aussi à *P. fatioi* un statut spécifique.

J'ai déjà décrit les chromosomes de *P. fatioi* (1954) et signalé l'intéressant problème zoogéographique que pose ce Campagnol endémique dans la région de Zermatt où son aire géographique est restreinte à quelques kilomètres carrés.

L'étude de *P. multiplex* me permet maintenant de rattacher étroitement cette espèce à *P. fatioi*.

Divisions spermatogoniales (fig. 57 et 59).

Il y a 48 chromosomes généralement acrocentriques; cependant, la paire la plus grande (*a*) est sub-métacentrique, de même que l'*X*,



FIG. 57-62. — *Pitmys multiplex* et *Pitmys fatioi*.

Fig. 57 et 59: *P. multiplex*: prométaphase et métaphase spermatogoniales.

Fig. 58 et 60: métaphases I. — Fig. 61: *P. fatioi*: prométaphase spermatogonale. — Fig. 62: métaphase I. — $\times 1.800$.

en peu plus court. Un bras court bien distinct est encore visible chez les autosomes formant le couple *b*. Dans la figure 59, deux acrocentriques (*c*) apparaissent nettement dont l'apex est très peu

chromatique. Enfin, quelques autosomes de petite taille ont un centromère médian ou submédian.

Ces observations correspondent exactement à celles que j'ai publiées (1953) sur *P. fatioi*, à la seule exception du nombre diploïde ($2N = 50$ au lieu de 48) et de l'existence d'une paire de métacentriques moyens. En reprenant mon matériel et mes croquis de *P. fatioi*, je me suis aperçu que j'avais précisément hésité à admettre chez cette espèce l'existence d'un couple de V. La figure 61 du présent travail correspond à la figure 83 de mon mémoire de 1953 où les deux éléments *c* avaient été démembrés en 4 acrocentriques, erreur que le caractère achromatique de la région centromérique explique. Anticipant sur ce qui suit, le réexamen de la figure 87 (1953) conduit à la figure 62 du présent mémoire: l'élément désigné par *f* représente une tétrade étirée et non pas deux bivalents. *P. fatioi* a donc la même formule que *P. multiplex* ($2N = 48$) et les mêmes chromosomes caractéristiques peuvent être identifiés.

Divisions méiotiques (fig. 58 et 60).

D'entre les 24 bivalents, le complexe X-Y de type II et la grande tétrade *a* sont faciles à reconnaître; l'Y est relativement grand, sa taille correspond à celle du bras long de l'X. Les hétérochromosomes manifestent souvent une légère hétérochromatie et se disjoignent à l'anaphase I.

10. *Pitymys duodecimcostatus* S. L. (fig. 63-74).

Divisions spermatogoniales (fig. 63-68).

Le nombre diploïde atteint la valeur la plus élevée comme chez les *Microtinae*, soit 62. Les six figures prométaphasiques ou métaphasiques que je donne montrent qu'il est difficile de caractériser des éléments particuliers: la série est formée de chromosomes le plus fréquemment acrocentriques, encore que la présence de quelques sub-métacentriques et métacentriques ne soit pas douteuse. L'X, que la méiose révèle être un V est identifié, avec un certain degré de probabilité, dans les figures 64-68.

Divisions méiotiques (fig. 69-74).

Il est aisé de compter 31 bivalents: l'X-Y est souvent légèrement hétérochromatique + (fig. 70-73) et se montre alors formé d'un

grand V, presque symétrique, et d'un Y plus court que chez les autres *Pitymys* (1,6 μ , au maximum). L'X est donc plus grand et l'Y plus petit que chez les autres espèces du genre.

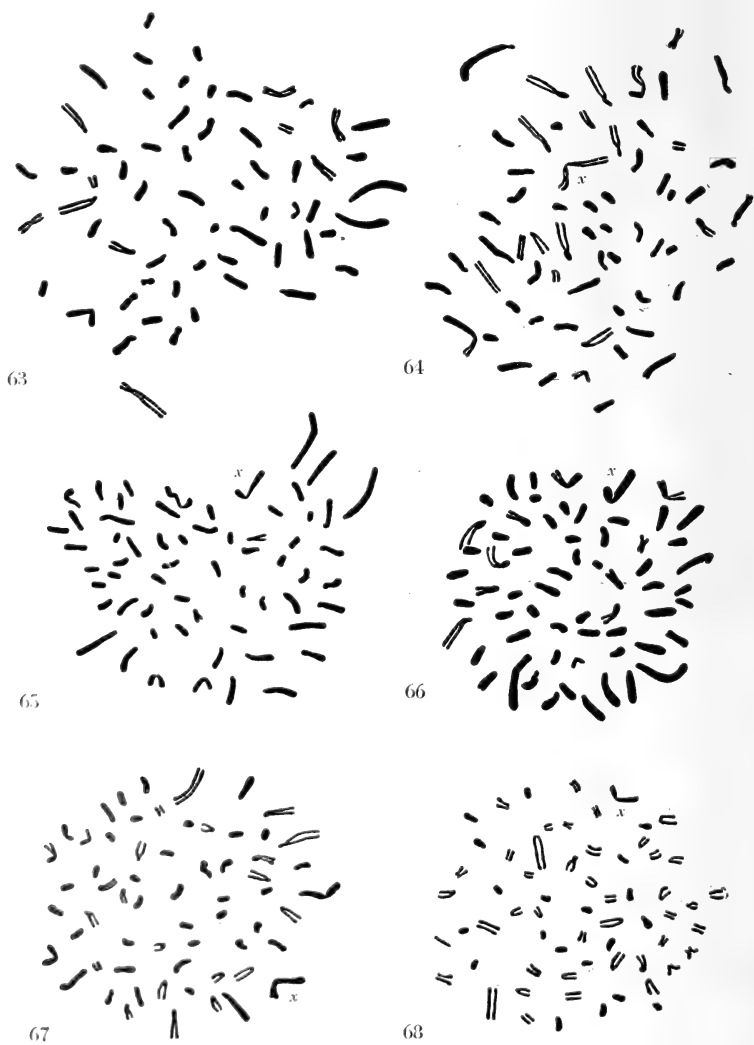


Fig. 63-68. — *Pitymys duodecimcostatus*.

Fig. 63-68: métaphases spermatogoniales. — $\times 1.800$.

Parfois (fig. 69 et 74) le complexe sexuel est plus condensé et l'hétérochromatie manque. La pré-réduction est constante.

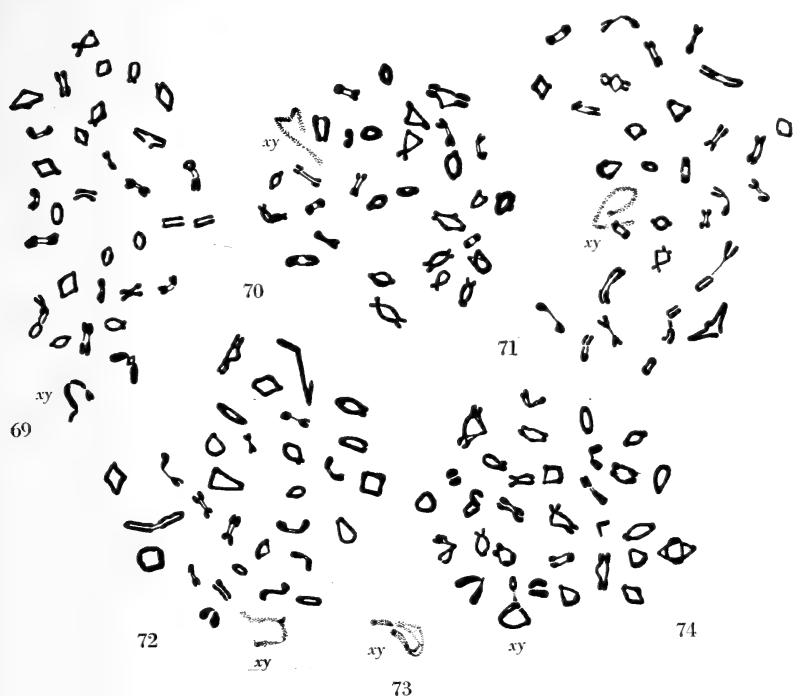
FIG. 69-74. — *Pitomys duodecimcostatus*.

Fig. 69-72 et 74: métaphases I. — Fig. 73: l'**X-Y** à l'anaphase I. — $\times 4.800$.

11. *Pitomys pinetorum nemoralis* Bailey (fig. 75-80).

Cette espèce nord-américaine a la même formule que *P. 12-costatus*, $2N = 62$.

Divisions spermatogoniales (fig. 75 et 76).

L'aspect des métaphases diploïdes est le même que dans l'espèce précédente, encore que, en raison du nombre élevé de chromosomes et de l'absence de critères morphologiques tranchés, il soit difficile de conclure à l'identité.

Divisions méiotiques (fig. 77-80).

L'aspect du complexe **X-Y** est souvent celui que présenteraient des hétérochromosomes de type I: **X** et **Y** à peu près semblables unis par les extrémités des bras longs. Si le lecteur veut bien se reporter au « schéma II, A, B, C » de mon travail de 1953 (p. 257)

FIG. 75-80. — *Pitmyms pinetorum*.

Fig. 75-77: métaphases spermatogoniales. — Fig. 78: l'X-Y à l'anaphase I.

Fig. 79 et 80: métaphases I. — $\times 1.800$.

il verra que la configuration métaphasique peut être trompeuse: si, dans le type I, presque symétrique, nous appelons X_1 le bras libre de l'X et X_u le bras lié à l'Y, les deux bras de ce dernier étant alors dénommés Y_u et Y_1 , il est souvent difficile de savoir si Y_1 appartient effectivement à Y ou à X: nous avons, soit $\begin{vmatrix} x \\ y \end{vmatrix}$, soit $\begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}$.

Seul, le comportement anaphasique est alors décisif. Dans l'espèce qui nous occupe, l'anaphase de la figure 78 montre que nous avons affaire à la seconde éventualité (type III A ou B): l'**Y** est en effet très court ($1,3 \mu$) et correspond donc à **Y**₁ seulement, alors que l'**X** est formé d'un bras court (**X**₁) libre et d'un bras allongé qui, selon notre schéma, est constitué par **X**_u + **Y**_u. Les 30 bivalents autosomiques ne se divisent pas d'une manière rigoureusement synchrone, ce qui rend parfois les numérations ardues (voir fig. 77, le bivalent *k*).

LES ARVICOLA (fig. 81-113).

Nous discuterons dans un chapitre spécial les raisons pour lesquelles j'ai commencé l'étude extensive des Campagnols de ce genre. Pour l'instant une brève description des chromosomes chez les formes étudiées servira d'introduction à un problème intéressant à la fois la taxonomie et la cytogénétique des populations.

12. *Arvicola terrestris italicus* Savi (fig. 81-84 et 113).

Ce Campagnol, de mœurs franchement aquatiques, présente une formule chromosomique semblable en tout point à celle de *A. scherman exitus* Miller, espèce étudiée à plusieurs reprises (MATTHEY et RENAUD, 1935; RENAUD, 1938; MATTHEY, 1938, 1953).

Divisions spermatogoniales (fig. 81, 82 et 113).

L'espèce est caractérisée par la possession de 36 chromosomes; 13 paires sont franchement méta- ou sub-métacentriques et forment une série d'éléments de taille régulièrement décroissante. Le chromosome **X** est le plus grand de ces 26 éléments et possède l'aspect d'un **V** presque symétrique. Le chromosome **Y** est plus petit et son asymétrie est accusée. Il est d'ailleurs difficile de le reconnaître avec certitude, car ses dimensions sont celles de plusieurs autosomes, alors que l'**X** est généralement identifiable d'emblée par sa grande taille.

Les couples 14 et 15 établissent des termes de passage entre les 26 chromosomes les plus longs et les 8 les plus petits; ces derniers, de dimensions presque égales, n'atteignent pas 2μ . Comme pour les paires 14 et 15, l'emplacement du centromère est très

difficile à situer; si les considérations développées dans un mémoire précédent (1954 *a*, p. 33) sont exactes, ces petits autosomes seraient métacentriques. Peut-être en est-il de même pour les éléments des couples 14 et 15.

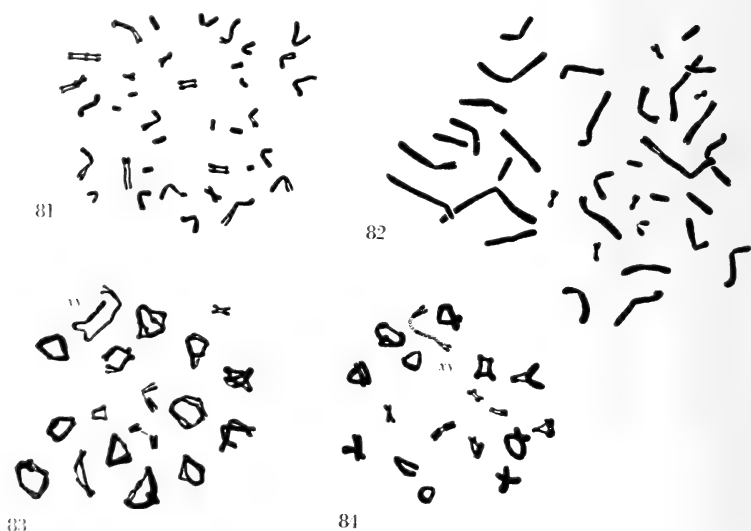


FIG. 81-84. — *Arvicola terrestris italicus*.

Fig. 81 et 82: métaphases spermatogoniales. — Fig. 83 et 84: métaphases I.
— $\times 1.800$.

Divisions méiotiques (fig. 83, 84 et 113).

Les 18 bivalents, dont un X-Y de type I, se présentent tout à fait comme chez *A. scherman exitus*.

13. *Arvicola terrestris persicus* de Filippi (fig. 85-87 et 113).

Je n'ai pu examiner qu'un seul individu, soit un jeune mâle, de cette sous-espèce aux mœurs amphibies. D'autre part, la fixation a eu lieu en automne et le matériel ne renfermait que des mitoses diploïdes.

Divisions spermatogoniales (fig. 85-87 et 113).

La formule chromosomique est identique à celle de la sous-espèce précédente: $2V = 36$.



FIG. 85-87. — *Arvicola terrestris persicus*.
Fig. 85-87: métaphases spermatogoniales. — $\times 1.800$.

14. *Arvicola scherman exitus* Miller (fig. 88-96 et 111).

Bien que cette espèce ait été bien étudiée (cf. MATTHEY, 1953), j'ai préparé un matériel nouveau emprunté à deux individus pris dans la région de Lausanne. Les figures démontrent les nombres $2N = 36$ et $N = 18$ ainsi que l'appartenance du complexe sexuel au type I. Il n'est pas possible de distinguer cette espèce de la précédente.

15. *Arvicola sapidus tenebrosus* Miller (fig. 97-110, 112 et 113).

J'ai examiné deux mâles adultes provenant, l'un du département de l'Aude, l'autre de Seine-et-Oise; le premier provient donc du littoral méditerranéen, *terra typica* de la sous-espèce, l'autre de la portion la plus septentrionale de l'aire géographique. Ma description se fonde essentiellement sur le second sujet (fig. 101-110) et j'ai donné séparément les dessins relatifs au premier (fig. 97-100). Il n'y a d'ailleurs pas de différence entre ces deux individus dont le Dr F. Petter m'a confirmé l'appartenance à une même espèce.



FIG. 88-96. — *Arvicola scherman exilis*.

Fig. 88-91: prométaphases et métaphases spermatogoniales. — Fig. 92-96: prométaphases I. — $\times 1.800$.

Divisions spermatogoniales (fig. 97-98, 101-104, 112 et 113).

L'aspect général des mitoses est très voisin de celui des *Arvicola terrestris*, mais le nombre diploïde est de 40 et non de 36.

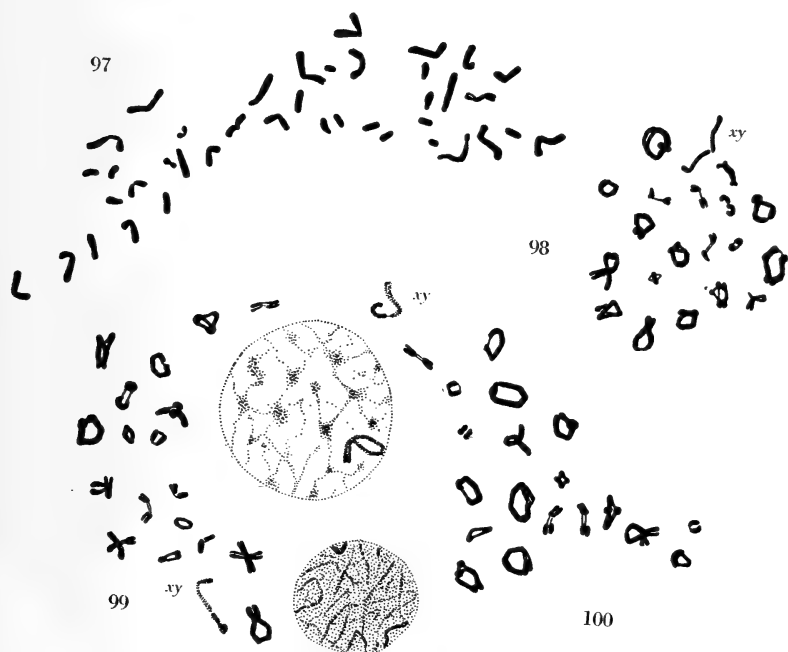


FIG. 97-100. — *Arvicola sapidus* (provenant de l'Aude).

Fig. 97: métaphase spermatogoniale. — Fig. 98: métaphase I. — Fig. 99: deux métaphases I, spermatocyte leptotène et spermatocyte pachytène. — $\times 1.800$.

Par la sériation des figures 111-113, j'ai tenté de préciser la nature de la différence. Les 8 chromosomes les plus petits rencontrés chez *A. terrestris* et *A. scherman exitus* se retrouvent sans aucun doute chez *A. sapidus*. D'autre part, les 12 paires les plus grandes, hétérochromosomes y compris, se retrouvent également. Ce sont donc les 4 éléments de transition de *A. terrestris* et de *A. scherman exitus* qui sont, chez *A. sapidus*, remplacés par 8 chromosomes. S'agit-il de fusions centriques: l'examen des sériations n'est pas défavorable à cette hypothèse mais ne la prouve pas non plus; les

sériations des deux tétrades intermédiaires, chez les *Arvicola* à 36 chromosomes, indiquent qu'elles sont issues d'éléments méta-

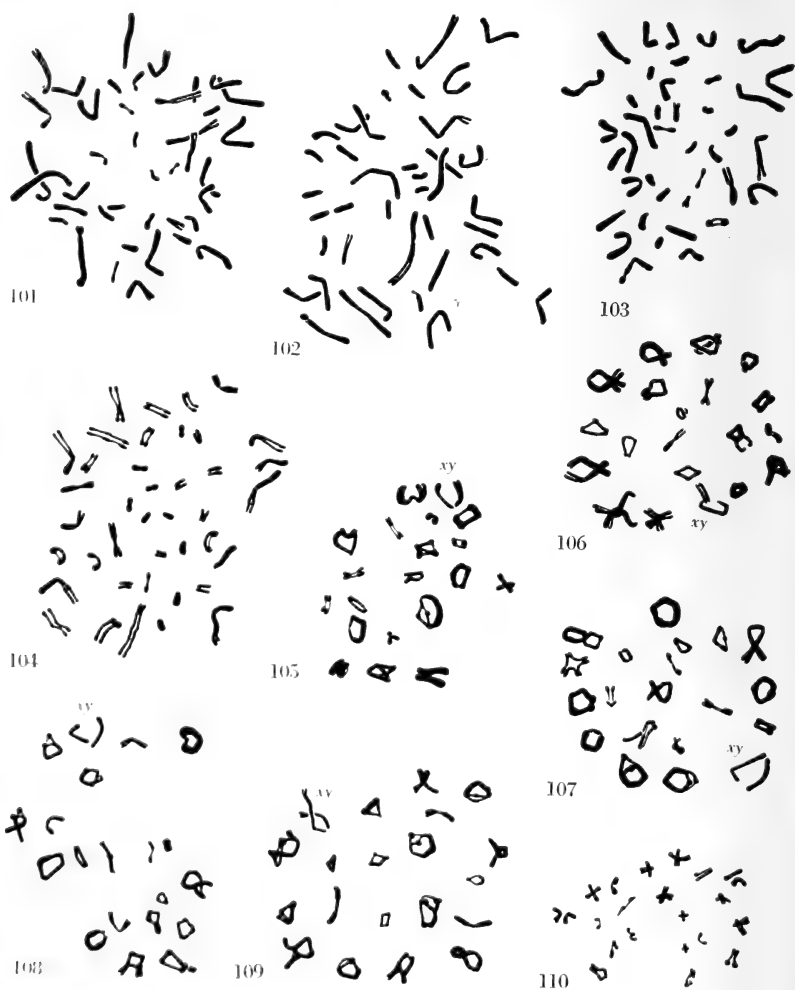


FIG. 101-110. — *Arvicola sapidus* (provenant de Seine-et-Oise).

Fig. 101-104: métaphases spermatogoniales. — Fig. 105-109: métaphases I.
Fig. 110: métaphase II. $\times 1.800$.

centriques, alors que les quatre bivalents correspondants de *A. sapidus* ont le plus souvent un seul chiasma, ce qui indique ne dérivation à partir d'acrocentriques.

A. scherman exitus



FIG. 111. — *Arvicola scherman exitus*.

Fig. 111: sériation des chromosomes et des bivalents de quatre métaphases spermatogoniales et de quatre métaphases I.

A. sapidus (Seine et Oise)

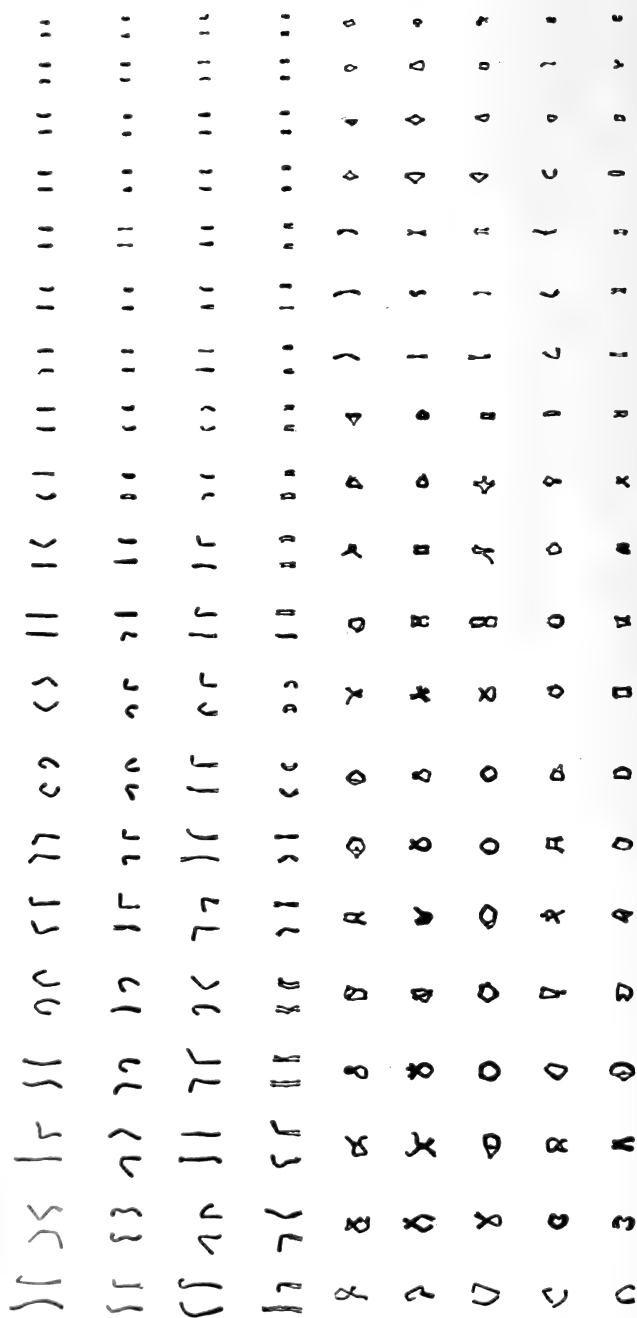


Fig. 112. — *Arcicola sapidus* (provenant de Seine-et-Oise).

Fig. 112: s rieation des chromosomes et des bivalents de quatre m taphases spermatogoniales et de quatre m taphases I.

A. sapidus (Aude)

A. terrestris persicus

A. terrestris italicus

Fig. 113: sériation des chromosomes et des bivalents d'une métaphase spermatogoniale et d'une métaphase I d'*A. sapidus*. — sériation des chromosomes de trois métaphases spermatogoniales de *A. terrestris persicus*. — sériation des chromosomes et des bivalents de deux métaphases spermatogoniales et de deux métaphases I de *A. terrestris italicus*.

Si c'est bien à un mécanisme robertsonien que nous avons affaire, les 4 éléments des espèces à 36 chromosomes devraient avoir la même longueur que les 8 éléments de l'espèce à 40. Voici le résultat des mesures comparatives entre *A. sapidus* (fig. 112) et *A. scherman* (fig. 111), la moyenne des 4 sériations de chacune des deux espèces est de $\frac{26}{41}$; si nous comparons seulement les deux figures où les chromosomes en question sont les plus longs, nous obtenons $\frac{17}{25}$ celles où ils sont les plus courts, $\frac{2}{3}$. Théoriquement, nous attendions le rapport $\frac{1}{2}$ (si le mécanisme n'est pas robertsonien) ou $\frac{1}{1}$ (s'il l'est). Nos mensuration nous amène à un rapport compris entre $\frac{2}{3}$ et $\frac{3}{5}$, c'est-à-dire qu'elles ne permettent pas de trancher la question.

Une autre explication pourrait reposer sur la duplication de deux paires de chromosomes; en sa faveur, je pourrais signaler le fait que des figures « anormales » à 38 chromosomes ne sont pas rares dans mon matériel.

Divisions méiotiques (fig. 98-100, 105-110, 112 et 113).

Il existe 20 bivalents dont le complexe X-Y semblable à ce qu'il est chez les autres *Arvicola* (type I). La figure 110 représente une métaphase II avec ses 20 dyades.

CYTOLOGIE COMPARÉE ET TAXONOMIE DES MICROTINES

A. GÉNÉRALITÉS.

Les conditions chromosomiques sont maintenant connues chez 32 espèces de *Microtinae*. Cet « échantillon » est relativement considérable: nous connaissons les formules de 188 espèces d'Euthériens; les *Muridae*, avec 98 espèces, constituent plus de la moitié de cette collection; la sous-famille des *Microtinae*, à elle seule, comprend donc $\frac{1}{3}$ des données relatives aux *Muridae*, presque le $\frac{1}{6}$ des acquisitions faites chez les Euthériens. Il convient cependant de souligner, une fois de plus, l'insuffisance de notre documentation: si je puis faire état ici de 32 espèces appar-

tenant à 8 genres, le catalogue d'ELLERMAN (1941) admet 29 genres renfermant 260 espèces: plus des $\frac{2}{3}$ des genres et les $\frac{7}{8}$ des espèces (sans parler des nombreuses sous-espèces) demeurent à étudier. Les *Microtinae* forment d'autre part un groupe relativement très homogène et dont les limites ont été bien définies par les systématiciens. Avant d'aborder l'étude de trois points particuliers, il est nécessaire de présenter ici quelques généralités sur la sous-famille.

MILLER (1912) répartit les *Microtinae* en trois tribus, les *Lemmi*, les *Microti*, les *Ellobii*. Le caractère primitif des *Lemmi* étant généralement admis, il considère que les *Evotomys* (*Clethrionomys*) sont les *Microti* les moins spécialisés, ceux qui se rapprochent le plus des Lemmings. Pour ne parler que des genres sur lesquels nous avons des données cytologiques, je citerai encore les opinions suivantes de MILLER. Les *Arvicola* ne diffèrent par aucun caractère essentiel des *Microtus* mais constituent néanmoins un groupe très naturel. *Microtus nivalis* (sous-genre *Chionomys*) présente des particularités dentaires (M_3) qui conduisent aux *Arvicola* et aux *Pitymys*: ces derniers sont remarquables par leurs caractères craniaux et dentaires très diversifiés.

HINTON (1926) admet que les *Microtinae* dérivent de la souche ancestrale myomorphe commune à tous les *Muridae*; ils représentent un rameau adapté à la vie souterraine et à une nourriture grossière. Par leurs incisives inférieures brèves et la structure de leurs molaires, les *Microtinae* apparaissent comme ayant retenu des caractères plus primitifs que les autres *Muridae*.

HINTON, tout en reconnaissant la position très spéciale des genres *Ellobius* et *Prometheomys*, les rattache aux *Microti* et ne pratique donc qu'une seule coupure entre les *Microti* et les *Lemmi*. Ces derniers sont les formes inférieures les plus anciennes et les plus primitives et, parmi eux, le genre *Dicrostonyx* occupe le rang le plus bas mais aussi une situation un peu isolée. Les *Synaptomys* conduisent aux *Microti* inférieurs représentés par les *Evotomys* (= *Clethrionomys*) et les *Eothenomys*. Les *Myopus* et les *Lemmus* sont les Lemmings les plus spécialisés.

La position des *Clethrionomys* à la base du rameau microtinien étant reconnue, HINTON considère les affinités des divers genres. Ici encore, je ne rapporterai que celles de ses opinions qui portent sur des genres dont j'ai étudié un représentant au moins. Les

Arvicola sont tantôt fouisseurs et tantôt aquatiques; les *Pitymys*, connus déjà du Pliocène supérieur, ont développé les adaptations caractéristiques de la vie souterraine. *Pitymys*, *Neodon* et *Pedomys* sont très voisins. Chez les *Microtus*, il n'y a jamais de spécialisation accentuée, alors que l'adaptation à une existence très aquatique est patente chez les *Ondatra* et que les *Ellobius* et les *Prometheomys*, ceux-là utilisant leurs dents et ceux-ci leurs pattes, incarnent des types biologiques extrêmes, adaptés à une existence purement souterraine.

ELLERMAN (1941) distingue *Lemmi* et *Microti*, tout en soulignant la position particulière d'*Ellobius* et de *Prometheomys*. Son catalogue ne présente d'ailleurs que peu de discussions portant sur les affinités des divers groupes. L'ordonnance de ce catalogue montre qu'ELLERMAN admet dans une très large mesure les idées de HINTON. Notons quelques points en rapport avec la position systématique des espèces que j'ai étudiées; le sous-genre *Chionomys* que la structure de M_3 rapproche, selon MILLER, des *Pitimys* et des *Arvicola*, n'est pas retenu. D'autre part, les genres *Neodon* et *Pedomys* devraient être réunis. Cependant le supplément de 1949 modifie ce point de vue: les *Neodon* et *Pedomys* ne seraient que des sous-genres de *Pitimys*. Pour les auteurs américains (HALL et COCKRUM, 1953), les *Pedomys* forment un sous-genre parmi les *Microtus*.

Relevons enfin que SIMPSON (1945) reprend la conception de MILLER en distinguant trois tribus, les *Lemmini*, les *Microtini* et les *Ellobiini*. Cytologiquement, la position extraordinairement isolée d'*Ellobius* — $2N = 17$ dans les deux sexes! (MATTHEY, 1954) — justifie pleinement la création d'une tribu spéciale pour ces types fouisseurs extrêmes.

B. LEMMINGS ET CAMPAGNOLS.

Nous avons vu que, pour tous les taxonomistes, les *Lemmi* représentent la souche ancienne des *Microtinae* et qu'ils ont retenu beaucoup de caractères archaïques. Il y a également unanimité sur le fait que le genre *Dicrostonyx* est formé des espèces les plus primitives de la tribu. Est-il possible de justifier cette opinion par l'analyse chromosomique? Tout d'abord, remarquons que la réponse à cette question dépend de l'étude des trois autres genres

de Lemmings et ne peut être que provisoire. La méthode statistique des « limites fiduciaires » nous permet, étant donné un échantillon d'une population; de formuler des inductions relatives à la composition de la population. La méthode se fonde sur l'hypothèse d'une population binomiale, c'est-à-dire d'une population infinie. Dans le cas réel d'une population finie, les « limites fiduciaires » seraient un peu plus resserrées.

Dans mon travail de 1953, l'échantillon était formé de 19 espèces (n) dont 14 (x) avaient des nombres diploïdes compris entre 40 et 56; la fréquence $\frac{x}{n}$ était donc de 0,736. La consultation des tables nous apprend alors que la fréquence (Θ) des formules comprises entre 40 et 56 dans la population caractérise une fraction de celle-ci, fraction qui peut être estimée avec un certain degré de probabilité défini par les limites fiduciaires. Si la fréquence Θ dans la population est située en dehors des limites fiduciaires trouvées, on en conclut que l'échantillon utilisé avait une probabilité très faible (5 ou 1%). On peut donc dire que l'échantillon est significatif (5%) ou très significatif (1%) contre la supposition que Θ est en dehors des limites données. Il est dès lors raisonnable d'admettre que Θ est compris entre ces limites.

En 1954, avec un échantillon plus grand, les chiffres devenaient:

		Limites à 5 %	Limites à 1 %
$n = 25$	$x = 18$	0,506-0,879	0,445-0,911

et nous disposons maintenant de données nouvelles:

$n = 32$	$x = 22$	0,500-0,839	0,445-0,873
----------	----------	-------------	-------------

Les écarts entre les limites ont donc régulièrement diminué, passant de (limites à 5%) 421 à 373 puis à 339 et de (limites à 1%) 520 à 446 puis à 428. Nous pouvons donc faire confiance à notre méthode et affirmer que, chez les *Microtinae*, des nombres diploïdes compris entre 40 et 56 caractérisent plus de la moitié des espèces.

Pouvons-nous aller plus loin ? En examinant le graphique de la figure 114, nous remarquons que 12 espèces représentant 5 genres de *Microti* ont l'une ou l'autre des formules modales 54 ou 56. Nous savons (MATTHEY, 1953, 1954) que, pour l'ensemble des *Muridae* et même des Euthériens, 48 est le nombre modal. Le seul Lemming étudié possède 44 chromosomes représentant 48 bras.

On peut alors supposer que les *Lemmi* ont conservé un statut plus archaïque que les *Microti* et que ceux-ci sont caractérisés, par rapport à ceux-là, par des valeurs modales primitivement plus élevées: en effet, ce sont les *Clethrionomys*, les *Eothenomys*, genres peu spécialisés qui possèdent ces valeurs de 54 et de 56 qu'auraient encore, dans cette hypothèse, conservées des *Microtus*, *Pitymys* et

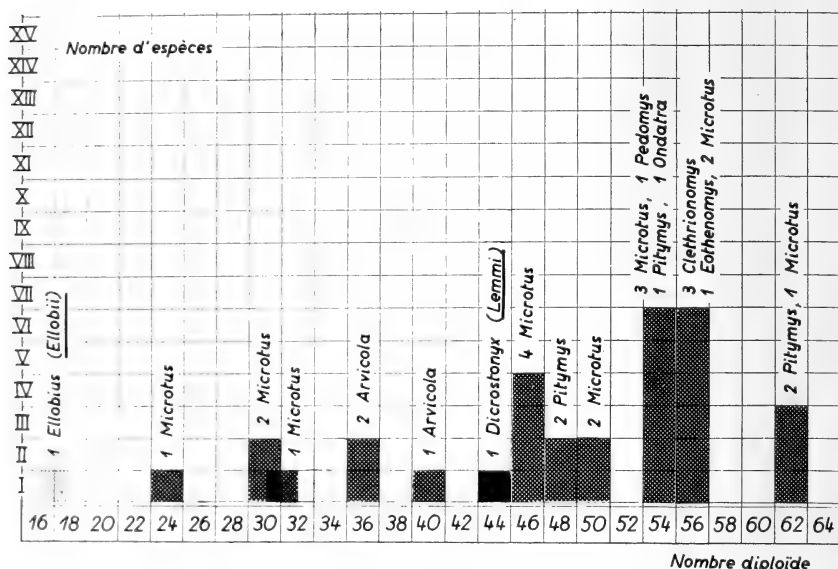


FIG. 114.

Les formules chromosomiques des *Microtinae*.

Pedomys, déjà plus évolués et même les *Ondatra* étroitement adaptés à une existence aquatique. Entre ces Campagnols dotés de 54 ou 56 chromosomes et les *Dicrostonyx*, nous trouvons encore six *Microtus* et deux *Pitymys* présentant de 46 à 50 chromosomes; les nombres inférieurs, de 24 à 40 n'apparaissent que chez les *Arvicola* et quatre *Microtus*; ils seraient le résultat d'une réduction secondaire dans le nombre chromosomique; cette réduction ne modifie d'ailleurs pas le nombre fondamental qui reste voisin de 54-56 (MATTHEY, 1954), *Microtus montanus* ($2N = 24$; $N.F. = 46$) étant seul à manifester une réduction marquée du nombre fondamental. A ce sujet, il est fort curieux de noter que, selon GRAY (1954), HATFIELD (1935) a réussi le croisement

Microtus montanus ♂ × *Microtus californicus* ♀
2N = 24 2N = 54
N.F. = 46 (MATTHEY, 1954) N.F. = 56 (MATTHEY, 1954)

obtenant quatre jeunes dont un seul atteignit l'âge adulte, montrant alors un mélange des traits parentaux (yeux et museau de *montanus*, coloration caudale de *californicus*), ce qui exclut la possibilité d'une pseudogamie; les énormes différences entre les formules chromosomiques, n'ont pas supprimé la « compétence » des gènes *montanus* installés dans le cytoplasme *californicus*.

Zoologiquement, nous serions donc enclins à admettre que les *Microti*, dans leur ensemble, manifesteraient une augmentation du nombre diploïde par rapport aux *Lemmi*. Il était alors tentant de soumettre cette hypothèse au calcul statistique.

J'ai constitué trois échantillons, en ne retenant que les données les plus certaines relatives aux formules chromosomiques de 179 Euthériens,, de 96 *Muridae* et de 32 *Microtinae*. Les résultats obtenus sont les suivants:

Echantillon	Moyenne	Ecart-type
Mammifères Euthériens n = 179	47,66	11,2
<i>Muridae</i> n = 96	46,71	10,6
<i>Microtinae</i> n = 32	47,38	11,0

Les écarts entre moyennes sont très petits et chaque échantillon présente un écart-type relativement considérable. Ces résultats ne sont pas du tout significatifs contre l'hypothèse de l'homogénéité des diverses populations relativement au caractère considéré; ils sont même étonnamment concordants. Par conséquent, il n'y a pas de raisons mathématiques actuelles pour séparer les *Lemmi* des *Microti*, la décision définitive dépendant de la connaissance d'un matériel plus abondant.

C. LES PITYMYS.

Bien que les Campagnols de ce genre présentent des caractères craniaux et dentaires accusés, l'étude systématique en demeure difficile. Or, l'analyse de la formule chromosomique nous fournit

d'excellents critères taxonomiques. J'ai établi ces formules chez les espèces suivantes.

Paléarctiques

Groupe subterraneus

P. subterraneus S.L. $2N = 54$.

P. fatioi fatioi Mottaz. $2N = 48$.

P. multiplex multiplex Fatio. $2N = 48$.

Groupe ibericus.

P. duodecimcostatus S.L. $2N = 62$.

Néarctiques

P. pinetorum Le Conte. $2N = 62$.

Entre *P. fatioi* et *P. multiplex*, je n'ai pu noter de différences cytologiques. Ce fait permet d'affirmer que *P. fatioi*, endémique à Zermatt (Alpes valaisannes) est venu du sud et dérive probablement de *P. multiplex*. Ce dernier point ne sera certain qu'après l'étude de *P. druventius* des Basses-Alpes françaises, espèce que MILLER estime morphologiquement plus voisine de *P. fatioi* que ne l'est *P. multiplex*. En tout cas, *P. fatioi* n'a rien de commun avec *P. subterraneus* qui se rencontre dans les Alpes bernoises et, *a priori*, aurait pu traverser le Rhône pour venir coloniser la région de Zermatt.

Ces considérations m'interdisent donc d'accepter le regroupement des *Pitymys* proposé par ELLERMAN et MORRISON-SCOTT dans leur catalogue récent (1951) et selon lequel *P. multiplex* et *P. fatioi* ne seraient que des sous-espèces de *P. subterraneus*. Il est en effet tout à fait invraisemblable que des différences aussi marquées dans la formule chromosomique que celles qui existent entre les deux formes méridionales d'une part et le Campagnol souterrain d'autre part, soient compatibles avec une interfécondité totale.

Un second cas intéressant est celui de *P. 12-costatus*, originaire de la zone méditerranéenne comprise entre l'embouchure du Rhône

et les Pyrénées et dont la formule chromosomique brute est la même que celle de *P. pinetorum* établi aux Etats-Unis. Le nombre diploïde 62 n'étant connu que chez trois *Microtinae*, l'idée d'une simple coïncidence, tout en demeurant admissible, est peut-être moins probable que l'hypothèse d'une parenté. Il serait bon d'avoir sur ce point l'avis des systématiciens. Les *Pedomys* sont rattachés, tantôt au genre *Microtus*, tantôt au genre *Pitymys*. Cette deuxième proposition a pour elle un fait cytologique: le complexe sexuel est du type II, c'est-à-dire que l'**Y** a la longueur du bras long de l'**X**, caractère que manifestent les *Pitymys* et non les *Microtus* (à l'exception de *M. agrestis*, espèce que le gigantisme de ses hétérochromosomes sépare de tous les autres *Microtinae*).

D. LES ARVICOLA.

Les *Arvicola* forment un genre très homogène dont les diverses espèces sont morphologiquement très difficiles à définir et à reconnaître. Les mœurs, semi-aquatiques ou terrestres, ne fournissent pas un critère satisfaisant. Avant d'énumérer les quatre espèces qui, selon HINTON constituent le genre, ELLERMAN (1941) précise: « I do not think it is very likely that there is more than one valid species in this genus... », point de vue qu'il adoptera complètement dans le catalogue fait en collaboration avec MORRISON-SCOTT (1951), où *A. terrestris* subsiste seul. La cytologie nous démontrant l'existence d'*Arvicola* à 40 et à 36 chromosomes, différence apparemment incompatible avec une interfécondité parfaite, il ne m'est pas possible de me rallier à une concentration aussi extrême, qui apparaît comme une réaction à la pulvérisation excessive des espèces par beaucoup de systématiciens. ELLERMAN et MORRISON-SCOTT ont sans doute été frappés par les observations de VINOGRADOV (1933): cet auteur estime que, si *amphibius*, *terrestris* et *scherman* sont reconnaissables à l'ouest de l'Europe, ils sont en URSS reliés par toutes les transitions possibles. La découverte de différences chromosomiques est donc de nature à contribuer à la solution de ce problème systématique. Revenant aux classifications classiques, je me contenterai ici de rappeler celle d'ELLERMAN (1941) qui répartit 33 formes en 4 espèces. Je ne citerai ici que les sous-espèces que j'ai étudiées et dont je me propose d'étudier les possibilités d'hybridation.

A. terrestris L. type est originaire de Scandinavie. *A. terrestris italicus* Savi, *A. terrestris persicus* de Filippi ont tous deux 36 chromosomes. Malgré le nom de *terrestris*, ces deux formes sont amphibiens. *A. scherman* Shaw type a été décrit de Strasbourg. J'ai étudié la forme terrestre *A. scherman exitus* Miller, dotée de 36 chromosomes. *A. amphibius* L. est l'espèce de Grande-Bretagne. *A. sapidus* Miller type provient de Burgos (Espagne); très aquatique, ce Campagnol se rencontre sous une forme distincte (*A. sapidus tenebricus* Miller) dans le midi de la France, de Biarritz jusque dans le Var. HINTON (1926) admet les deux sous-espèces et ajoute que la limite septentrionale est inconnue. Nous avons vu plus haut qu'un exemplaire m'a été envoyé de Seine-et-Oise: *A. sapidus* atteint donc la région parisienne au moins. Cytologiquement, cette espèce est nettement caractérisée par la possession de 40 chromosomes. Nous avons donc, pour la première fois, la possibilité de reconnaître à coup sûr deux espèces dans le complexe *Arvicola*. Des expériences d'hybridation entre les diverses formes seront entreprises, en particulier pour savoir si l'isolement sexuel est réalisé entre *Arvicola* à 36 et à 40 chromosomes. Ajoutons que MULDAL (1950) a compté 36 chromosomes chez la forme anglaise, *A. amphibius amphibius* L. En absence de toute description et de figures, un complément d'information est désirable.

CONCLUSIONS

1. L'auteur donne les formules chromosomiques de 14 espèces et sous-espèces de *Muridae*. 12 espèces (l'une représentée par deux sous-espèces) et une sous-espèce n'avaient jamais été étudiées.
2. Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples a été découvert chez *Gerbillus gerbillus*.
3. Au point de vue taxonomique, l'analyse chromosomique conduit aux inductions suivantes:
 - a) Le sous-genre *Pedomys* est plus voisin des *Pitymys* que des *Microtus*.
 - b) *P. multiplex* et *P. jatoi* ($2N = 48$) ont la même formule chromosomique et celle-ci diffère de la formule de *P. subterraneus* ($2N = 54$) et de *P. duodecimcostatus* ($2N = 62$).

Il apparaît comme certain que l'endémisme remarquable de *P. fatioi* dans la région de Zermatt (Alpes valaisannes) s'explique par une immigration d'origine méridionale.

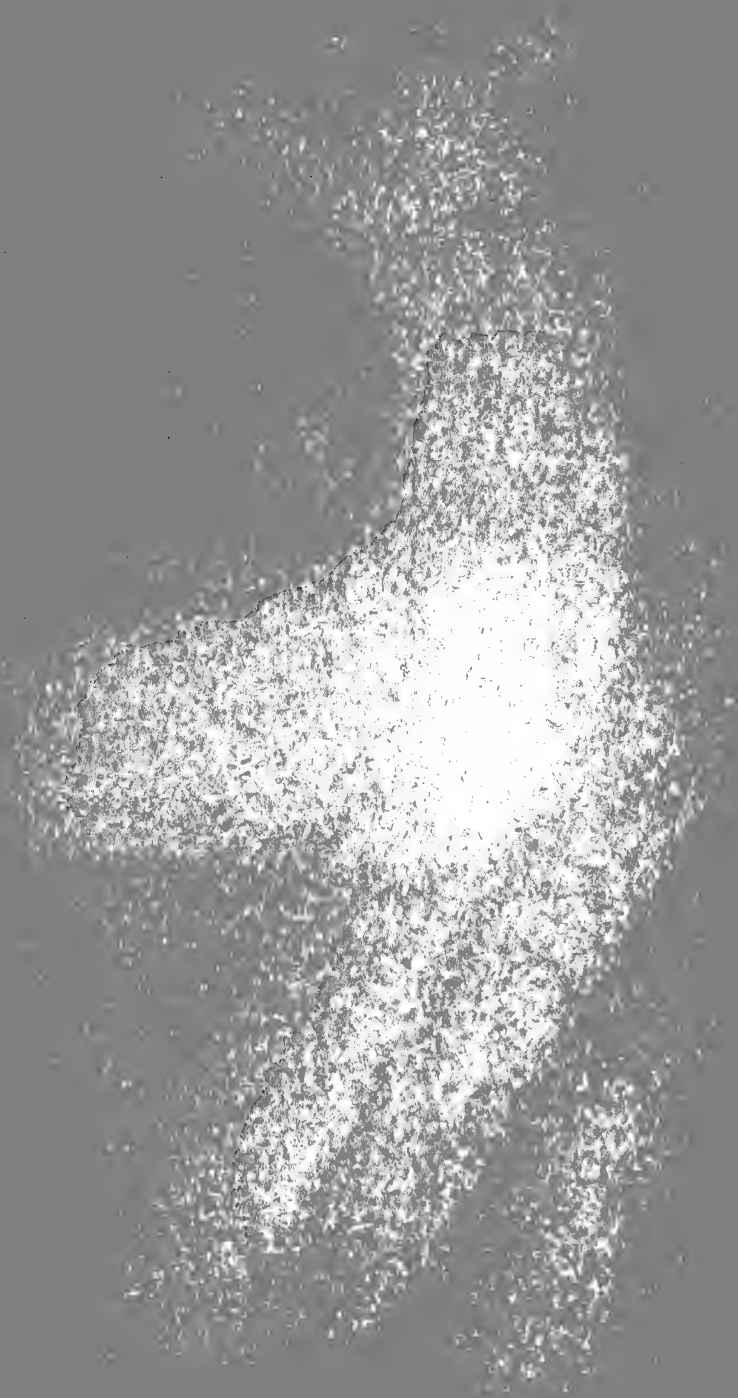
- c) *P. duodecimcostatus* du sud-ouest de la France a le même nombre de chromosomes que le *P. pinetorum* des Etats-Unis ($2N = 62$); ce nombre étant exceptionnel chez les *Microtinae*, une simple coïncidence semble improbable.
- d) Si nous admettons qu'une différence accusée dans le nombre chromosomique permet de séparer deux espèces, nous sommes conduits à rejeter l'hypothèse que tous les *Arvicola* ne forment qu'une espèce unique. *A. sapidus* ($2N = 40$) est cytologiquement distinct de *A. terrestris persicus*, de *A. terrestris italicus* comme de *A. scherman exitus* ($2N = 36$).
- e) Par son nombre diploïde ($2N = 44$) et son nombre fondamental ($N.F. = 48$), le Lemming *Dicrostonyx groenlandicus* se sépare nettement de plusieurs *Microti*, dont les espèces appartenant aux genres « primitifs » *Clethrionomys* et *Eothenomys*.

- 4. La méthode statistique des limites fiduciaires appliquée à un échantillon de 32 *Microtinae* permet d'affirmer que des nombres diploïdes compris entre 40 et 56 caractérisent plus de la moitié des espèces de cette sous-famille.
- 5. En constituant trois échantillons, le premier de données relatives à une sous-classe (Mammifères euthériens, 179 espèces), le second à une famille (96 *Muridae*), le troisième à une sous-famille (32 *Microtinae*), on obtient des moyennes de 47, 66; 46, 71; 47, 38 et des écarts types de 11,2; 10,6; 11,0. La dispersion est très semblable dans les trois cas et l'hypothèse d'un nombre modal de 48 chez les Euthériens (PAINTER, 1925) reçoit une nouvelle confirmation.

BIBLIOGRAPHIE

- BEATTY, R. A. 1954. *How many chromosomes in mammalian somatic cells ?* Int. Rev. Cyt., 3, 177-197.
- ELLERMAN, J. R. 1940, 1941, 1949. *The families and genera of living rodents*. Trust. Brit. Museum, London.

- ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals*. Trust. Brit. Museum, London.
- ELLERMAN, J. R., T. C. S. MORRISON-SCOTT and R. W. HAYMAN. 1953. *Southern African Mammals 1758 to 1951: a reclassification*. Trust. Brit. Museum, London.
- GRAY, A. P. 1954. *Mammalian hybrids. A check-list with bibliography*. Techn. Comm. of the Commonwealth Bureau Animal breed and Genet. Edinburgh, 10 Cunningham, Alva.
- HALL, E. R. and E. L. COCKRUM. 1953. *A synopsis of the North American Microtinae Rodents*. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., 5, 373-498.
- HATFIELD, D. M. 1935. *A natural history study of Microtus californicus*. J. Mammal., 16, 261-271.
- HINTON, M. A. C. 1926. *Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and extinct*. Trust. Brit. Museum, London.
- MATTHEY, R. 1947. *Quelques formules chromosomiales*. Sc. Genet., 3, 23-32.
- 1949. *Les chromosomes des Vertébrés*. Ed. Rouge, Lausanne.
- 1952. *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae)*. Chromosoma, 5, 113-138.
- 1952. *Chromosomes sexuels multiples chez un Rongeur (Gerbillus pyramidum Geoffroy)*. Arch. J. Klaus Stift. Vererbungs., 27, 163-166.
- 1953. *Les chromosomes des Muridae*. R.S. Zool., 60, 225-283.
- 1953. *La formule chromosomique et le Problème de la détermination sexuelle chez Ellobius lutescens Thomas (Rodentia - Muridae - Microtinae)*. Arch. J. Klaus Stift. Vererbungs., 28, 271-279.
- 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae*. Caryologia, 6, 1-44.
- 1954. *Un nouveau cas de chromosomes sexuels multiples dans le genre Gerbillus (Rodentia - Muridae - Gerbillinae)*. Experientia, 10, 464-465.
- MATTHEY, R. et RENAUD, P. 1935. *Le type de digamétie mâle et les chromosomes chez deux Campagnols*. C.R. Soc. Biol., 120, 595.
- MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. Trust. Brit. Museum, London.
- MULDAL, S. 1950. Ann. Rep. J. Innes Hort. Inst., 41, 24.
- RENAUD, P. 1938. *La formule chromosomiale chez sept espèces de Muscardinidae et de Microtinae*. R.S. Zool., 45, 349-383.
- SIMPSON, G. G. 1945. *The Principles of classification and a classification of Mammals*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85.
- VINOGRADOV, B. S. 1933. *Rodents of U.S.S.R.*, Tabl. Anal. Fauna U.R.S.S. Inst. Zool. Acad. Sci., 10, 11- .



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK
appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

590.5444

Tome 62

Fascicule 2 (Nos 6 à 31)

Juin 1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

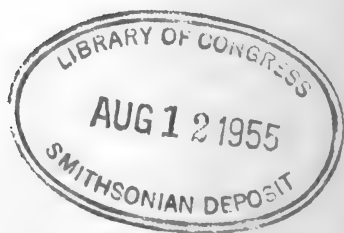
HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

*Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée
générale de la Société suisse de Zoologie tenue à Berne,
les 12 et 13 mars 1955.*

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1955



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 62. En cours de publication.

	Pages
PIERRE REVILLIOD, directeur honoraire du Muséum d'histoire naturelle de Genève et de la <i>Revue Suisse de Zoologie</i> , 1883-1954	1
N° 1. P. BLÜTHGEN, A. P. Fedtschenko's turkestanische Vespiden-Ausbeute (<i>Hym.</i> , <i>Vespoidea</i> , <i>Eumenidae</i>). (Mit 8 Textabbildungen.)	7
N° 2. Esther SÄGER, Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad. (Mit 6 Tabellen und 66 Textabbildungen.)	25
N° 3. Arthur LOVERIDGE, On <i>Amphibia Salientia</i> from the Ivory Coast collected by Dr. V. Aellen. (With 2 figures in the text.)	129
N° 4. Ekkehard von TÖRNE, Neue Collembolen aus Oesterreich. (Mit 3 Textabbildungen.)	151
N° 5. Robert MATTHEY, Nouveaux documents sur les chromosomes des <i>Muridae</i> . Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les <i>Microtinae</i> . (Avec 114 figures dans le texte.)	163
N° 6. E. BRUNOLD, Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von <i>Solenobia triquetrella</i> während des Puppenstadiums. (Mit 4 Textabbildungen.)	208
N° 7. H. NÜESCH, Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von <i>Telea polyphemus</i> (Lep.). (Mit 4 Textabbildungen.)	211
N° 8. M. REIFF, Nachweis des fermentativen Abbaus der DDT-Wirksubstanz mit Fliegenextrakten im Papierchromatogramm. (Grundlagen zur Resistenzforschung, 2. Mitteilung.) (Mit 3 Textabbildungen.)	218
N° 9. Marguerite NARBEL-HOFSTETTER, La pseudogamie chez <i>Luffia lapidella</i> Goeze (Lépid. Psychide). (Avec 1 figure et 2 tabelles.)	224
N° 10. Walter FIEDLER, Ueber einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugtieren. (Mit 5 Textabbildungen.)	230
N° 11. E. INHELDER, Ueber das Spielen mit Gegenständen bei Huftieren. (Mit 6 Textabbildungen.)	240
N° 12. Franz SAUER und Eleonore SAUER, Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken. (Mit 6 Abbildungen.)	250
N° 13. R. WEBER und E. J. BOELL, Ueber die Cytochromoxydaseaktivität der Mitochondrien von frühen Entwicklungsstadien des Krallenfrosches (<i>Xenopus laevis</i> Daud.). (Mit 3 Textabbildungen.)	260
N° 14. Th. LENDER, Mise en évidence et propriétés de l'organisine de la régénération des yeux chez la Planaire <i>Polycelis nigra</i>	268
N° 15. Silvio RANZI et Paolo CITTERIO, Le comportement des différentes fractions protéiques au cours du développement embryonnaire de <i>Rana esculenta</i> . (Avec 2 figures dans le texte.)	275
N° 16. P. A. TSCHUMI, Versuche über die Wachstumsweise von Hinterbeinknospen von <i>Xenopus laevis</i> Daud. und die Bedeutung der Epidermis. (Mit 4 Textabbildungen.)	281
N° 17. Pierre TARDENT, Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von <i>Tubularia</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	289
N° 18. Peter BOPP, Kolonialterritorien bei Murmeltieren. (Mit 7 Textabbildungen.)	295

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN DEN 12. UND 13. MÄRZ 1955

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE, TENUE A BERNE LES 12 ET 13 MARS 1955

*Mitteilungen die in einer anderen Zeitschrift veröffentlicht werden.
Communications qui seront publiées dans une autre revue.*

F. Baltzer, Bern und **M. Bernhard**, Neapel. Weitere Beobachtungen über Vererbungsrichtung und Letalität beim Seeigelbastard *Paracentrotus* ♀ × *Arbacia* ♂. (Wird in Experimental Cell Research (Festschrift für Prof. J. Runnström) veröffentlicht.)

E. Flückiger, Basel. Der O₂-Verbrauch von Ratten bei der Anpassung an O₂-Mangel. (Wird in Helv. Physiol. et Pharmacol. Acta 1955 veröffentlicht.)

Nº 6. **E. Brunold**, Zürich. — Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von *Solenobia triquetrella* während des Puppenstadiums. (Vorläufige Mitteilung.) (Zoologisches Institut der E.T.H.)

Bei den Untersuchungen Seilers und seiner Schüler an intersexuellen Solenobien zeigte sich, dass eine möglichst genaue Kenntnis der Normalentwicklung, insbesondere der Entwicklung des Geschlechtsapparates, unumgänglich ist. FLORIN (1945) bearbeitete die postembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane, AMMANN (1954) übernahm die Untersuchungen an der weiblichen Raupe, während ich mich mit der Entwicklung des weiblichen Genitalapparates in der Puppenzeit befasste.

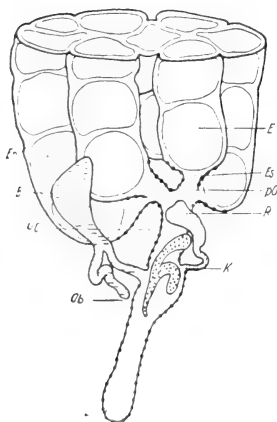


ABB. 1.

Schema der Keimdrüse und Ausführwege eines tetraploid parthenogenetischen Weibchens nach einer graphischen Rekonstruktion. Dorsalan-sicht. Vom Ovar nur $\frac{1}{4}$ gezeichnet. Schema nach Humbel.

	Vergr. 24 X.
B	Bursa.
E	Ei.
Er	Eiöhre.
Es	Eiöhrenstiel.
K	Kittdrüse.
L	Legöffnung.
Ob	Ostium bursae.
pO	paariger Ovidukt.
uO	unpaariger Ovidukt.
R	Receptaculum.

Über den Bau des Genitalapparates eines normalen, tetraploiden, parthenogenetischen Weibchens gibt Abbildung 1 Aufschluss. Die Ergebnisse AMMANN'S (1954) sollen hier kurz zusammengefasst werden: Die mesodermalen Genitalstränge verwachsen mit dem unpaaren Ovidukt und wandeln sich zum paarigen Ovidukt um. Der anschliessende kephale Teil des unpaaren Oviduktes, der annähernd bis zur Receptaculum-Mündung reicht, wird aus der ventralen, zwischen der 7. und 8. Imaginalscheibe liegenden Epidermis geformt. Der anale Teil des unpaaren Oviduktes wird, ebenso wie die Anhangsdrüsen (Abb. 1, B, K, R), aus

den ektodermalen, ventral liegenden Imaginalscheiben des 8. und 9. Segmentes durch Einstülpungen gebildet.

In der Vorpuppe, eventuell schon in der angespannten Raupe, unterteilt sich die ursprünglich gemeinsame Mündung der 8. und 9. Imaginalscheibe durch Abfaltung. Abbildung 2 bringt eine Rekonstruktion des Geschlechtsapparates einer wenige Stunden alten Puppe (2 a) und einen Sagittalschnitt (2 b) derselben Al-

Abb. 2

Abb. 3

Abb. 4

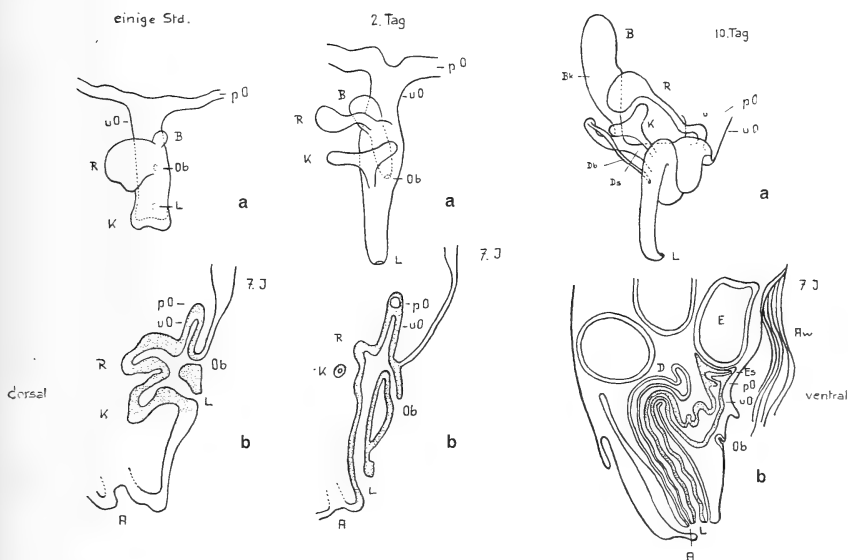


ABB. 2—4.

Weiblicher Genitalapparat von *Solenobia triquetrella* bei Puppen verschiedenen Alters.

a) Graphische Rekonstruktionen. Ansicht von dorsal.

b) Sagittalschnitte.

Vergr.: Abb. 2 und 3 32 X, Abb. 4 25 X.
 A = After.
 Aw = Afterwolle.
 Bk = Bursakörper.
 D = Darm.
 Db = Ductus bursae.
 Ds = Ductus seminalis.
 Uebrigste Abkürzungen wie auf Abb. 1.

tersstufe. Die zwei endgültigen Öffnungen, das Ostium bursae (Ob) und die Legeöffnung (L) sind gut erkennbar. Mit dem kephalen, unpaaren Ovidukt (uO), der sich schon deutlich von der Epidermis abgehoben hat (Abb. 2 b) ist der paarige Ovidukt (pO) verwachsen. Der anale Ovidukt wird durch die zwei schwach aus-

gebildeten Zipfel der nach hinten hängenden Kittdrüse (K) überdeckt. Das Receptaculum (R) besteht aus einem grossen, plumpen Sacke. Die kugelige Bursa (B) sitzt rechts auf dem Ovidukt.

Eine zum Teil rasch fortschreitende Differenzierung morphologischer und histologischer Art setzt in der jungen Puppe ein. Abbildung 3 veranschaulicht den Geschlechtsapparat Ende des zweiten Puppentages. Einer auffallenden Verkürzung und Verdickung des paarigen Oviduktes steht eine starke Streckung des unpaaren Oviduktes gegenüber. Diese Verlängerung vollzieht sich hauptsächlich im Gewebe, das zwischen den beiden Öffnungen liegt (3 b). Die Legeöffnung findet sich annähernd anal, ventral des Afters. Dagegen hat sich die Lage des Ostium bursae nur unwesentlich verschoben. Die spätern Formen der Anhangsdrüsen sind schon weit vorgebildet. Aus dem plumpen Receptaculumsack hat sich ein gewundener Gang mit einer Endanschwellung entwickelt. Die vorher rechts aufsitzende Bursa mündet jetzt annähernd medial-dorsal. Ventral ist der Bursagang zu erkennen. Die ausgeprägt zweizipflige Kittdrüse ist nach kephal-dorsal aufgerichtet.

Die bei Zimmertemperatur gehaltenen Puppen schlüpfen meist am 10. oder 11. Puppentage. In den letzten acht Tagen findet hauptsächlich eine Streckung und eine ausgeprägte histologische Differenzierung statt. Die auffallendsten morphologischen Veränderungen erleiden Ovidukt und Bursa. Abbildung 4 zeigt den Geschlechtsapparat einer schlüpfreifen Puppe. Der Bursakörper (Bk) setzt sich durch eine halsartige Einschnürung von den übrigen Teilen ab. Der Ductus bursae (Db) ist sehr lang und schlank geworden. Durch Auswachsen der linksseitigen Ovidukt wand hat sich der Ductus seminalis (Ds) gebildet. Die ursprünglich rechts auf dem Ovidukt aufsitzende Bursa (Abb. 2 a) hat sich also im Laufe der Entwicklung nach links verschoben.

Am vierten oder fünften Puppentag lässt sich eine erste, schwache Oviduktbiegung erkennen. Diese Krümmung prägt sich mit fortschreitendem Alter immer stärker aus, sodass der unpaare Ovidukt der schlüpfreifen Puppe eine S- bis Doppel S-förmige Schleife bildet (Abb. 4 a u. b). Die Trennungswand zwischen dem mesodermalen, paarigen und dem ektodermalen, unpaarigen Ovidukt bricht am siebenten oder achten Puppentage durch.

LITERATUR

- AMMANN, H. 1954. *Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane in der Raupe von Solenobia triquetrella F. R. (Lep.) mit ergänzenden Bemerkungen über die Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates.* Zool. Jb. 73: 337-394.
- FLORIN, J. 1945. *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane des Schmetterlings Solenobia triquetrella F. R.* Arch. d. Jul. Klaus-Stiftg. f. Vererbungsforschung, Soz. anthropolog. u. Rassenhygiene. 20: 363-420.
- HUMBEL, E. 1950. *Analyse männchenähnlicher Intersexe von Solenobia triquetrella F. R.* Rev. Suisse Zool. 57: 155-236.
-

N^o 7. **H. Nüesch**, Basel. — Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von *Telea polyphemus* (Lep.). (Mit 4 Textabbildungen.)

(Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.)

Über den Bau des Nervensystems und der Muskeln der adulten Schmetterlinge sind wir durch eine Reihe von Arbeiten einiger-massen unterrichtet, wenn auch noch von keiner Art eine genaue Beschreibung des gesamten Nervenverlaufs vorliegt. LYONETT (1760) gibt eine sehr eingehende Darstellung des Nervensystems und der Muskulatur der erwachsenen *Cossus*-Raupe. Morphologische Angaben über das Nervenmuskelsystem der Puppe aber fehlen völlig. Nur die Histologie der Metamorphose einzelner Muskeln wurde bisher untersucht (HUFNAGEL 1918, BLAUSTEIN 1935). Für die genaue Beurteilung des Nerveneinflusses auf die Entwicklung der Muskulatur (NÜESCH 1952) ist die Kenntnis des Operationsstadiums unerlässlich. Im folgenden ist darum die Morphologie der Nerven und Muskeln im Puppenthorax von *Telea polyphemus* beschrieben. Da die Puppe zunächst eine längere Diapauseperiode

durchläuft, in der die gesamte Entwicklung stillsteht, ist das Stadium der Untersuchung gut definierbar.

Die Grösse der Tiere erlaubt eine Untersuchung durch einfache Lupen-Sektion. Die Nerven wurden nach der Methode von PANTIN

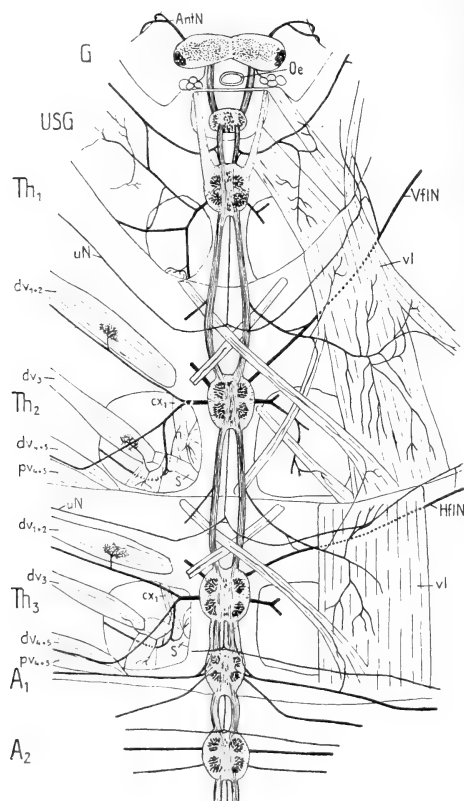


ABB. 1.

Ventralseite von Kopf und Thorax der Diapausepuppe. Nur Nervensystem und Muskulatur dargestellt, rechts und links verschiedene Stränge. Von den Kopfnerven ist nur der Antennennerv eingezeichnet. Vergr. 10 ×.

A₁, A₂ 1., 2. Abdominalsegment.
AntN Antennennerv.
cx₁ 1. Coxalmuskel.
dv dorsoventrale Muskeln.
G Gehirn.
HflN Hinterflügelnerve.
Gc Oesophagus.

pv₄₊₅ pleuroventraler Muskel.
S Coxalschne.
Th₁, Th₂, Th₃ Thoraxsegmente und ihre Ganglien.
uN Ast des unpaaren Nerven.
USG Unterschlundganglion.
VflN Vorderflügelnerve.
vl ventraler Längsmuskel.

(1948) mit Leukomethylenblau gefärbt (Injektion von 1 cm³ 4fach mit Ringer verdünnter Lösung; Präparation nach 1 Stunde).

Durch Zugabe von etwas Phenylthioharnstoff zur Injektionslösung kann die Färbung für 24—36 Stunden stabilisiert werden (Feststellung von Fr. Schönborn).

1. Muskulatur. Von den zahlreichen Muskelsträngen des Raupenthorax ist in der jungen Puppe nur noch sehr wenig vor-

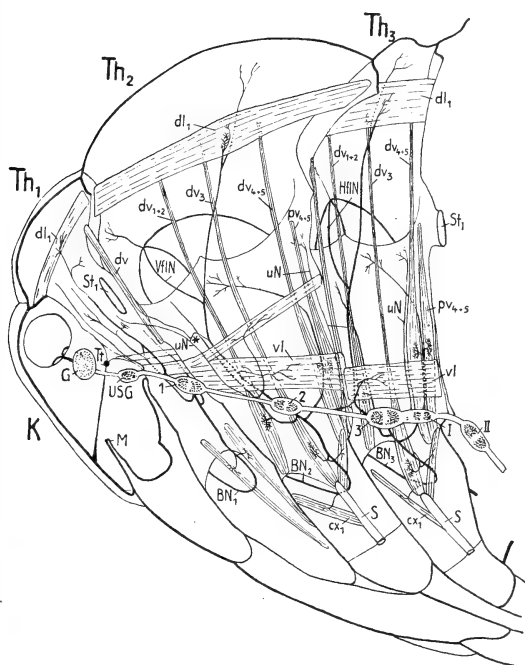


ABB. 2.

Rechte Kopf- und Thoraxhälfte von links. Nur Muskeln und Nerven dargestellt.
Kopfnerven wie in Abb. 1. Vergr. 5 ×.

BN ₁ , BN ₂ , BN ₃	Beinnerven.	st ₁	Sternalmuskel.
dl ₁	dorsaler Längsmuskel.	Tt	Tentorium.
K	Kopf.	1, 2, 3	Thoraxganglien.
M	Mund.	I, II	Abdominalganglien.

Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 1.

handen. Zwischen den einzelnen Lappen des umfangreichen Fettkörpers finden sich die dünnen völlig hyalinen Anlagen der imaginalen Muskeln, die zunächst nur durch die auf ihnen verlaufenden Nervenfasern auffallen. Auf Grund der verschiedenen Art der Innervierung können zwei Typen unterschieden werden, die sich auch morphologisch unterscheiden:

a) Dünne, mehr flächenhaft ausgebildete Zellverbände, auf denen sich der Nerv mehrfach verzweigt und weit ausbreitet. Bestimmte Endorgane konnten nicht festgestellt werden. In diese Gruppe gehören besonders die ventralen Längsmuskeln (vl, Abb. 1 und 2), ferner mehrere pleurale und coxale Muskelanlagen. Die Form der Hypodermis ist der des Adultskelettes noch so unähnlich, dass diese Muskelanlagen nur zum Teil mit imaginalen Muskeln homologisiert werden können.

b) Muskelanlagen, die meist lange dünne Stränge darstellen, an einer Stelle aber eine bauchige Verdickung aufweisen. Hier

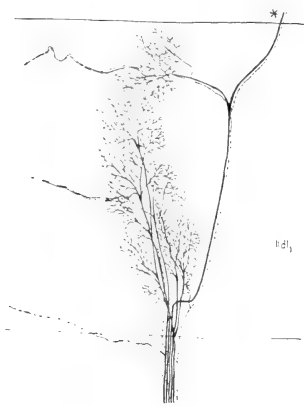


ABB. 3.

Nervenaufteilung im dl_1 -Muskel.
Vergr. 22 \times .

II dl_1 dorsaler Längsmuskel des 2.
Thoraxsegmentes.

* Nervenast an die dorsale
Hypodermis.

teilt sich der Nerv ausserordentlich fein auf, indem auf eng begrenzter Fläche von der Oberfläche aus feinste Fäserchen in den Muskel eindringen, um nach starker Aufgabelung mit einer kleinen Verdickung zu enden, sodass im ganzen Querschnitt solche Terminalpunkte vorhanden sind (Abb. 3). Einzelne Zweige können sich in lange Fasern fortsetzen, die längs des Muskels über eine grössere Strecke hinlaufen, ähnlich wie bei der Gruppe a). In der in Abb. 3 dargestellten Aufteilung im dorsalen Längsmuskel dl_1 des 2. Thoraxsegmentes sind, etwas undeutlich, 4—5 Gruppen von Endpunkten abzugrenzen. Da dieser Muskel in der Imago aus 5 Einzelsträngen besteht (NÜESCH

1953), ist in der Innervierung der Muskelanlage möglicherweise schon die spätere Unterteilung angebahnt; im histologischen Querschnitt ist sie noch nicht festzustellen. Die bauchige Erweiterung gerade an der Innervierungsstelle steht wohl mit dem stimulierenden Nerveneinfluss auf die Muskelentwicklung in Zusammenhang.

Zu diesem 2. Typus gehört der dorsale Längsmuskel dl_1 des 2. Thoraxsegmentes, während der des 3. Segmentes zur Gruppe a) zu stellen ist. Gleiche engbegrenzte Innervierung in einer Verdickung zeigen die Anlagen der grossen dorsoventralen Muskeln

(dv_{1+2} , dv_3 , dv_{4+5}), die wie dl_1 noch nicht in die einzelnen Muskelbündel aufgeteilt sind, ferner die gemeinsame Anlage für die mächtigen pleuroventralen Muskeln pv_4 und pv_5 . Vor allem die Flugmuskeln gehören also in diese Gruppe.

Über die Histologie dieser Muskelanlagen können nur wenige Angaben gemacht werden, da sie noch nicht eingehend untersucht wurde. An gefärbten Totalpräparaten einzelner Muskeln beider Typen konnten nie Mitosen festgestellt werden. Sehr zahlreich finden sich lange Kernreihen, die genau den Bildern entsprechen, die HUFNAGEL von den Muskelanlagen von *Hyponomeuta* gibt. Es wird noch zu prüfen sein, ob die von dieser Autorin behauptete amitotische Entstehung dieser Kerne aus grossen larvalen Kernen auch bei *Telea* zutrifft. HUFNAGEL unterscheidet zwei Entwicklungstypen bei den Thoraxmuskeln. Leider macht sie keine Angaben über die Innervierung. Parallelen können daher erst gezogen werden, nachdem auch bei *Telea* die Entwicklung untersucht ist.

2. Nervensystem. Die Ganglien des Bauchmarkes sind noch durch lange Konnektive von einander getrennt, nur das Ganglion des 1. Abdominalsegmentes liegt direkt hinter dem des 3. Thoraxsegmentes. Die Abbildungen 1 und 2 geben den Aspekt älterer Methylenblaufärbungen wieder, in denen auch die Zellkörper der Nervenzellen stark gefärbt sind. Dadurch wird auch die beträchtliche Dicke der Ganglionhülle deutlich. Das Ganglion des 1. Thoraxsegmentes ist durch zwei Fortsätze dieser Hülle mit dem Skelettstab des Tentoriums verbunden, der quer durch die Hinterhauptsöffnung läuft.

Von jedem Ganglion ziehen 3 Nerven an die Peripherie (Abb. 1): vorn der paarige kräftige Nerv zum Flügel und zum Tergit, auf der Seite der ebenfalls paarige Beinnerv, der auch die Pleura innerviert, hinten median der sog. unpaare Nerv. Der vordere Nerv nimmt einige Fasern aus einem kräftigen Ast des Konnektivs auf, der selbst weiterzieht und die vl-Muskelanlage innerviert. Lateral teilt er sich in den eigentlichen Flügelnerven und in den Ast, der zum dorsalen Längsmuskel dl_1 und zur Epidermis des Tergiten führt (Abb. 2). Der Beinnerv gibt zunächst zwei Äste für die dorsoventralen und pleuralen Muskeln ab, biegt dann in die Coxa, innerviert dort dv_3 und die Muskeln in der Coxa, und wendet sich nach schräg vorwärts in den Femur hinein.

leicht buckelig), ausserdem aber aus einer bis mehreren ausserordentlich feinen Fasern (Abb. 4). Diese weisen in unregelmässigen Abständen tropfenähnliche Verdickungen auf, die etwa gleiche Dicke besitzen wie die Axone des Hauptnerven. Diese sehr feinen varikösen Nervenfasern stehen an seltenen Stellen mit einzelnen dickeren Axonen in Verbindung, laufen diesen aber meistens nur parallel, um da und dort selbständig die Verbindung mit Muskeln oder mit der Epidermis aufzunehmen. Sie dringen auch in die Endbäumchen in den Muskeln des Typus *b*) ein. Es konnte aber nicht festgestellt werden, ob sie hier enden oder nur durchziehen. Besondere Endorgane wurden nicht gefunden, auch Zellkerne sah ich an diesen feinen Fasern in meinen Präparaten nie. An den basalen Teilen der grössern Nerven fehlen sie, nur im hintern Teil des unpaaren Nerven begleiten sie die dickeren Axone. Nach ZAWARZIN (1924, 1924 *a*) handelt es sich um sensible Fasern. Leider ist die Ganglienfärbung bei *Telea* noch nicht so klar gelungen wie bei *Aeschna*, sodass die Fasern nicht bis in die Ganglienaufteilung verfolgt werden konnten. Doch muss bemerkt werden, dass besonders am Tergit dickere Axone in Verbindung mit typischen sensiblen Endorganen gesehen wurden (z. B. die Faser * in Abb. 3). Die wahre Natur dieser sehr feinen Fasern wird wohl klar werden, wenn die begonnenen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen abgeschlossen sind.

Z u s a m m e n f a s s u n g. Es wird die Morphologie des Nervensystems und der Anlagen der imaginalen Muskeln in der Diapause-Puppe beschrieben. Unter den Muskelanlagen zeichnet sich eine Gruppe (bes. die Flugmuskeln *dl* und *dv*) durch besondere Innervierungsart aus (starke Nervenverästelung auf engem Raum). Die beiden Axone des unpaaren Nerven gabeln sich und innervieren je die Stigmenmuskeln beider Körperseiten. Die Nerven enthalten ausser den dickeren Axonen ausserordentlich dünne, stark variköse Fäserchen, die in der Peripherie frei enden.

LITERATUR

- BLAUSTEIN, W. 1935. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia kühniella* Zeller. Z. Morph. Oekol. Tiere. 30: 333-354.

- HUFNAGEL, A. 1918. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (Hyponomeuta padella L.)*. Arch. Zool. expér. gén. 57: 47-202.
- LYONNETT, P. 1760. *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de saule*. Den Haag. 587 S. 18 Taf.
- NÜESCH, H. 1952. *Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus (Lepid.)*. Revue Suisse Zool. 59: 294-301.
- 1953. *The Morphology of the Thorax of Telea polyphemus (Lepidoptera). I. Skeleton and Muscles*. J. Morph. 93: 589-609.
- PANTIN, C. F. A. *Microscopical Technique*. 1948.
- ZAWARZIN, A. 1924. *Über die histologische Beschaffenheit des unpaaren ventralen Nervis der Insekten*. Z. wiss. Zool. 122: 97-115.
- 1924a. *Zur Morphologie der Nervenzentren. Das Bauchmark der Insekten*. Z. wiss. Zool. 122: 323-424.

N^o 8. **M. Reiff**, Basel. — Nachweis des fermentativen Abbaus der DDT-Wirksubstanz mit Fliegenextrakten im Papierchromatogramm. (Grundlagen zur Resistenzforschung. 2. Mitteilung). (Mit 3 Textabbildungen.)
(Aus den Forschungslaboratorien der J. R. Geigy A.G.)

Einleitung. Schon seit ein paar Jahren sind die Erscheinungen der Resistenz von verschiedenen Insektenarten gegenüber der DDT-Wirksubstanz bekannt. Aber trotz einer bereits grossen Serie von Publikationen über das Resistenzgeschehen ist das Problem bisher noch ungelöst.

Als Ausgangspunkt unserer Bearbeitung der physiologischen Unterschiede zwischen normal sensiblen (N) und gegenüber der DDT-Substanz hochresistent gezüchteten (R) Stämmen von *Musca domestica* L. dienen die in Abb. 1 kurvenmässig dargestellten Reaktionscharakteristiken von 2 Stämmen.

Versucht man nun, die für diese grosse physiologische Um-
tinnung bei resistenten Fliegen verantwortlichen Vorgänge zu

gruppieren, so gelangt man, in Übereinstimmung mit den Auffassungen von WIESMANN, zum Schema von Abbildung 1. Mindestens 3 grosse Gruppen von Mechanismen sind festzustellen: 1. Erschwerte Aufnahme von Wirksubstanz in den Körper bei kurzer Zeiteinwirkung, 2. verbesserte Möglichkeiten zur Giftspeicherung, 3. verstärkter Entgiftungsmechanismus.

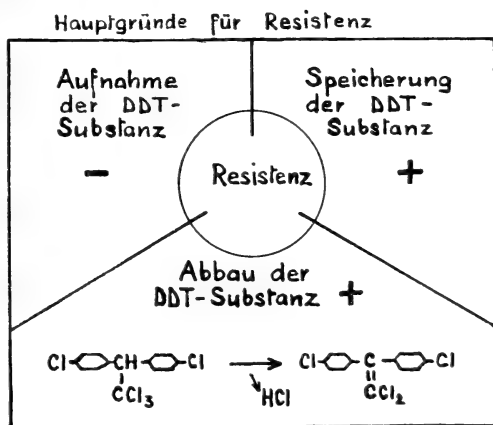
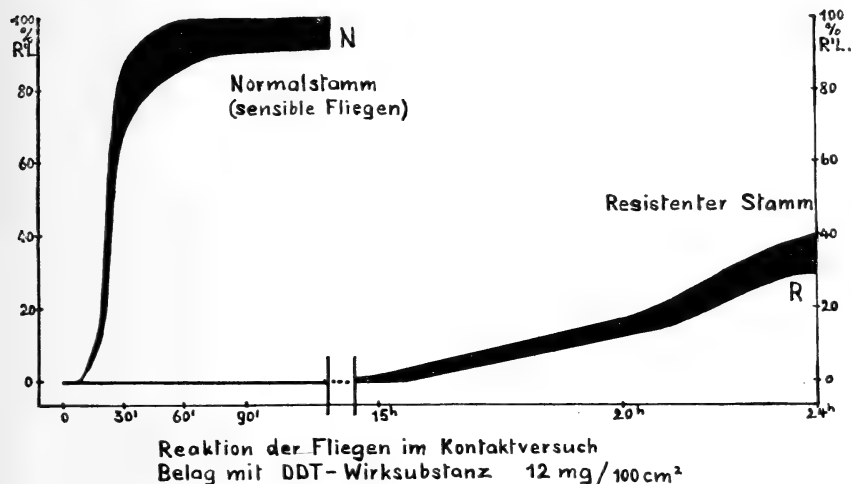


ABB. 1.

Oberer Teil: Unterschied in Empfindlichkeit bei sensiblen (N) und resistenten (R) Fliegen. Kurvenbänder mit Mittelwerten der Reaktion (Rückenlage).
Unterer Teil: Schema über die wichtigsten Faktorengruppen, die für Resistenz verantwortlich sind.

Im Folgenden wird nur der fermentative Abbau der DDT-Substanz zur ungiftigen Aethylenverbindung berücksichtigt. Nach biochemischen Untersuchungen von STERNBURG et al. greift für die HCl-Abspaltung ein Ferment oder ev. eine Fermentgruppe (Dehydrochlorinase) ein.

Die Prüfung der Abbauvorgänge beim N- und R-Stamm geschah mit einer neuen Methodik in Kombination mit Papierchromatographie und Papierelektrophorese; ein Vorgehen, das auch weitere Testmöglichkeiten eröffnet.

Methodik. Der ganze Arbeitsgang ist in Abbildung 2 dargestellt. Homogenatherstellung: Verpuppungsreife Larven, resp. adulte 3—4 tägige Fliegen in physiologischer Kochsalzlösung oder 0,2 M Glycerin- oder Zuckerlösung in Mörser oder Homogenisator (Polytron-Apparat) zerkleinert. Flüssigkeitsmenge 4- höchstens 6-facher Betrag des Lebendgewichtes der Tiere, z. B. pro 100 Fliegen 6—10 ccm. Eiskühlung. Zentrifugierung (3000 U.): 3 Min., dann Entfernung der obersten lipoidhaltigen Schicht, sowie des festen Depots. Eiskühlung. Mittlere Schichten nochmals 3 Min. zentrifugieren, dann flüssige und leicht gelige Phase durchmischen und verwenden. Aufbewahrung bis zu 24 Stunden im Kühlschrank möglich. Papierchromatographie: aufsteigendes Verfahren mit Kochsalz-, Puffer- oder Glycerinlösung, Papier SS 2043 *b*. Verteilung der Anteile erwartungsgemäss gering, zusammenhängende Proteinzone von R_f 0,4—0,9. Fermentaktivität (z. B. auch Dopa-reaktion) bleibt aber erhalten. Lufttrocknung. Papierelektrophorese: Apparat Elphor H, Laufzeit 6—12 Stunden, Lufttrocknung. Fermentierung: Imprägnierung von Filterpapier SS 2043 *b* mit alkoholischer DDT-Lösung, pro 100 cm² Fläche 10 mg Reinsubstanz. Inkubation nach Besprühen der beiden übereinander liegenden Papiere mit Puffer- oder Kochsalzlösung und Aufbewahrung zwischen Glasplatten. Lufttrocknung. Nachweis des Abbaus der DDT-Substanz: 1. färbereich auf Papier mit Rhodamin B-Nilblausulfat und UV-Beobachtung, aber nicht quantitativ; 2. quantitativ chemischer Nachweis (Methode SCHECHTER-HALLER); 3. Biotest mit sensiblen (N) Fliegen. Der Abbau des Insektizids zeigt sich in der Reaktion der Fliegen, da nach 1½ Stunden Testzeit theoretisch alle Fliegen in Rückenlage (†) sein sollten. An den Abbauzonen trifft man aber Fliegen an, die nur leichte Krampfsymptome (K) oder gar keine Vergiftung (n) zeigen.

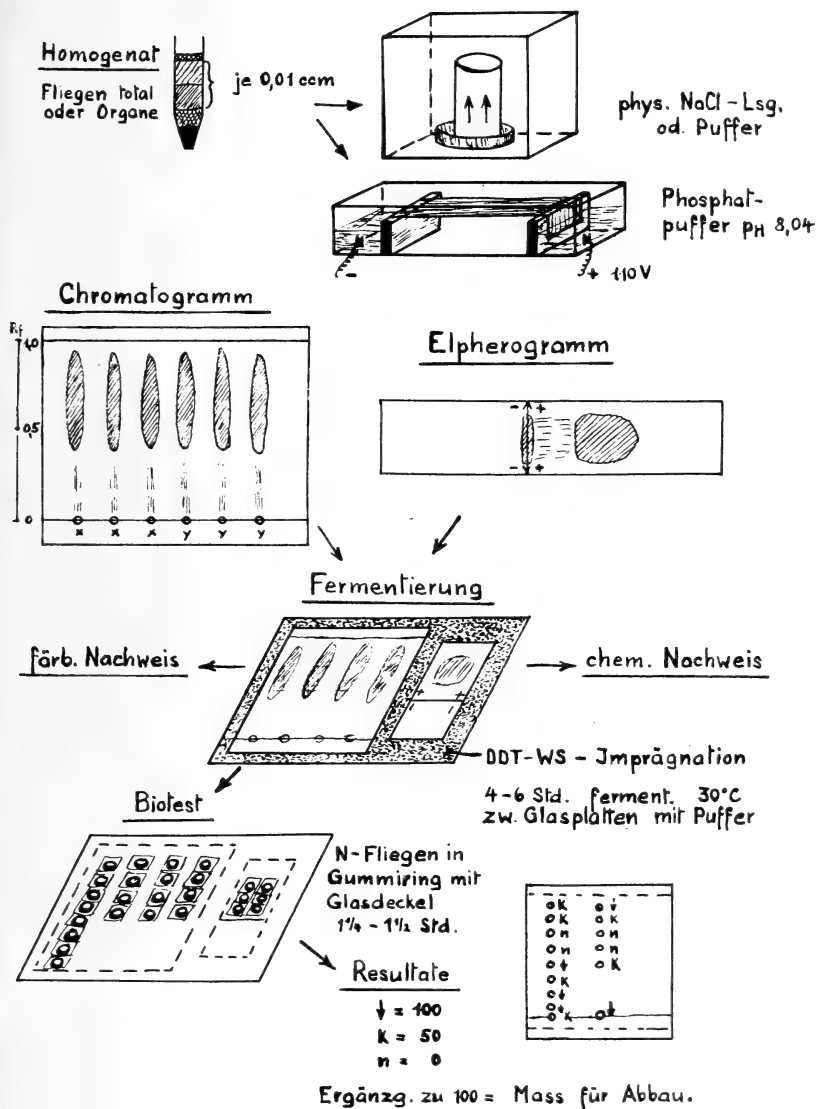


ABB. 2.

Schematische Darstellung des Arbeitsganges für den Nachweis des fermentativen Abbaus. Lösungsmittel für Papierchromatographie: 0,9% Kochsalzlösung oder Phosphatpuffer nach Sørensen pH 8,04, 1/15 M; oder 0,1-0,2 M Glycerin, resp. Zucker in Wasser. Für Papierelektrophorese: Phosphatpuffer nach Sørensen pH 8,04, 1/15 M.

Berechnung des Abbauwertes: Die Durchschnittszahl aus der Klassierung $D = \frac{(n_1 \cdot 100) + (n_2 \cdot 50) + (n_3 \cdot 0)}{n_1 + n_2 + n_3}$, entsprechend der Anzahl Fliegen mit Rückenlage (100), Krampf (50) oder symptomlos (0) ergibt das Resultat des Biotestes. Als indirektes Mass für den fermentativen Abbau gilt die Zahl 100-D.

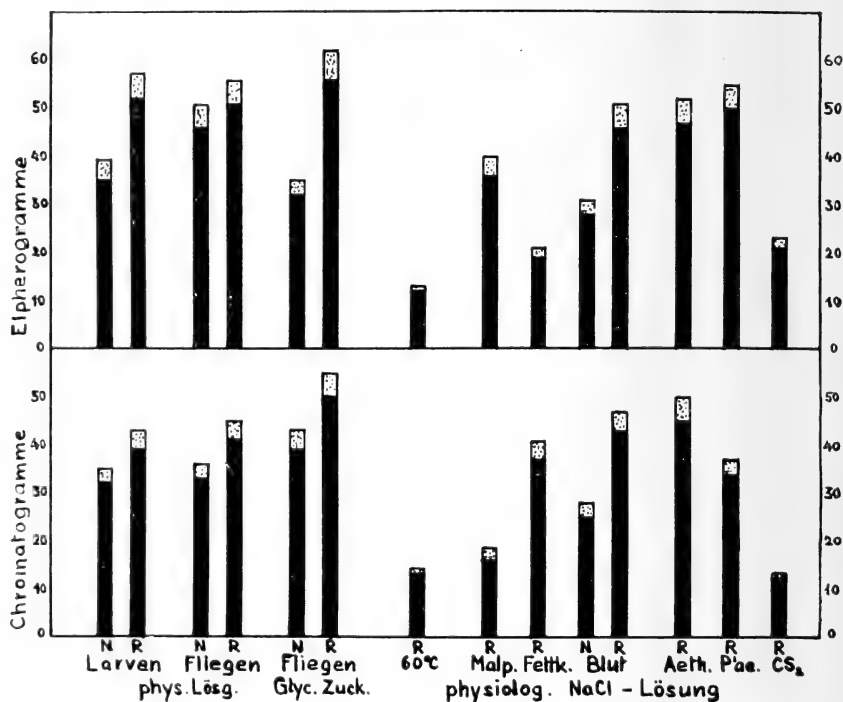


Abb. 3.

Durch den Biotest ermittelte Abbauwerte ausgehend von Totalhomogenaten und Organextrakten. Punktierte Flächen auf den Säulen repräsentieren die im Biotest mögliche Streuung der Einzelresultate. N = Präparationen vom sensiblen Fliegenstamm, R vom resistenten Stamm.

Resultate. In Abbildung 3 sind einige Ergebnisse, parallel nach Papierchromatogramm und Papierelektrophorese geordnet, als Mittelwerte aus jeweils mehreren Versuchsserien mit je 50—150 Bioteststellen zusammengefasst. Die beiden ersten Säulengruppen links beziehen sich auf Resultate mit Homogenaten ganzer Tiere (Totalhomogenate) bei Präparation in physiologischer Koch-

salzlösung. Sowohl bei Larven als auch bei adulten Fliegen konnte festgestellt werden, dass auch die N-Tiere die Fähigkeit zum Abbau des DDT-Wirkstoffes besitzen, aber in geringerem Masse als die resistenten. Sehr gute Abbauwerte wurden auch bei Präparation und Fermentierung mit 0,1—0,2 M Glycerin- oder Zuckerlösung erreicht. Die Einwirkung von 60° C auf das Homogenat oder die Fermentierung ergibt eine starke Schädigung der Aktivität.

Auch den Proteinextrakten aus Malpighi'schen Gefässen und Fettkörpern von Larven, sowie der Haemolympe von Larven und Imagines kommen deutliche Wirkungen zu. Bei der Behandlung des Totalhomogenates mit organischen Lösungsmitteln wird Äther ohne Schädigung ertragen, Petroläther und besonders Schwefelkohlenstoff oder Chloroform beeinträchtigen die Aktivität.

Diese letzten Angaben zeigten bereits, dass mit der vorliegenden Methode die Beeinflussung der Fermentaktivität recht gut abgeklärt werden kann. Zur Prüfung von Modellsubstanzen, z. B. von Inhibitoren der Dehydrochlorinase, können diverse Stoffe entweder dem Homogenat, oder dem Lösungsmittel bei der Chromatographie zugesetzt werden. Schliesslich lässt sich auch bei der Fermentierung die Beeinflussung durch Zusätze untersuchen. Diesbezügliche Resultate bleiben einer ausführlicheren Arbeit vorbehalten.

Nachprüfungen mit chemischem Nachweis der noch an den fermentierten Stellen vorhandenen Menge DDT-Substanz haben ergeben, dass bei guten Abbauverhältnissen 15—25% Wirkstoff fehlen. Das Insektizid wird vermutlich vor allem an der Oberfläche des imprägnierten Papiers abgebaut; dies ist aber diejenige Schicht, die im Biotest die Vergiftung verursachen würde. An allen Stellen ausserhalb den Proteinzonen der Auflage, reagieren die Fliegen mit Rückenlage.

Aus den vorliegenden Resultaten geht klar hervor, dass bei unsern Stämmen sowohl sensible als auch resistente Fliegen den fermentativen Abbau ausführen können. Dieses Ergebnis stimmt mit denjenigen von PERRY et al. und BABERS et al. überein, währenddem STERNBURG und Mitarbeiter die Dehydrochlorierung nur bei resistenten Stämmen nachweisen können. Auch in unserem Falle ist ein quantitatives Überwiegen beim R-Stamm deutlich, jedoch kann von diesem einen Faktor aus die hohe Resistenz nicht erklärt werden. Die bessere Abbauwirkung stellt nach allen bisherigen Kenntnissen nur einen Teilprozess (Schema Abb 1) im

ganzen Geschehen der so weitgehenden Unempfindlichkeit bei R-Fliegen dar.

LITERATUR

- BABERS, F. H. & J. J. PRATT. 1953. *Resistance of insects to insecticides: the metabolism of injected DDT*. J. econ. Ent. 46: 977.
- & C. C. ROAN. 1953. *The dehydrochlorination of DDT by resistant cockroaches*. J. econ. Ent. 46: 1105.
- PERRY, A. S. & W. M. HOSKINS. 1951. *Detoxification of DDT as a factor in the resistance of house flies*. J. econ. Ent. 44: 850.
- SCHECHTER, M. S., SOLOWAY, S. B., HAYES, R. A. & H. L. HALLER. 1945. *Colorimetric determination of DDT. Color test for related compounds*. Ind. Eng. Chem.-Anal. Ed. 17: 704.
- STERNBURG, J., WINSON, E. B. & C. W. KEARNS. 1953. *Enzymatic dehydrochlorination of DDT by resistant flies*. J. econ. Ent. 46: 513.
- WIESMANN, R. 1955. *Der heutige Stand des Insektizid-Resistenzproblems. (Grundlagen zur Resistenzforschung. 1. Mitteilung)*. Mitt. Biol. Reichsanst. Land- & Forstw. Berlin-Dahlem. Pflanzenschutztagung d.B.B. in Bad Neuenahr 1954 (im Druck).

N^o 9. **Marguerite Narbel-Hofstetter**, Lausanne. — La pseudogamie chez *Luffia lapidella* Goeze (Lépid. Psychide). (Communication préliminaire. Avec 1 figure et 2 tables.)

(Laboratoire de Zoologie de l'Université de Lausanne.) Travail subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

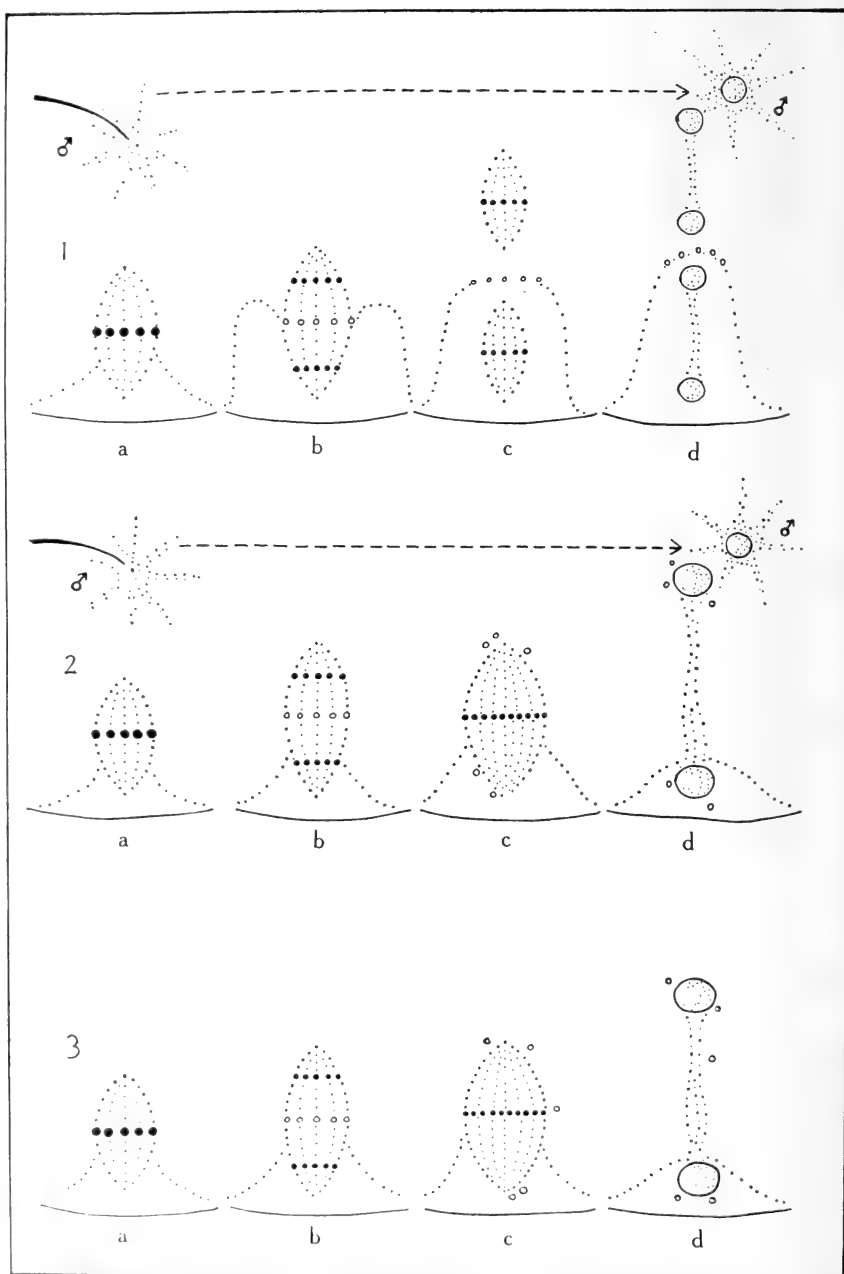
Le genre *Luffia* se divise en deux espèces, *L. lapidella*, bisexuée, et *L. ferchaultella*, parthénogénétique, la deuxième dérivant probablement de la première et présentant les caractères d'une parthénogénèse géographique thélytoque. Les populations de *lapidella*

sont en général caractérisées par une nette prédominance numérique des femelles sur les mâles, anomalie que les entomologistes ont signalée sans l'expliquer (CHAPMAN, 1901). Ces femelles ont cependant un comportement bisexué tout à fait normal, elles ne pondent qu'après accouplement.

L'étude cytologique du développement de l'œuf de *lapidella* a porté sur une dizaine de populations provenant de France, du Tessin et des Grisons. Elle a révélé l'existence d'une pseudogamie — ou gynogénèse — très fréquente.

Dans une seule station parmi celles que j'ai étudiées jusqu'ici, Me s o c c o (Grisons), on observe régulièrement un développement normal de l'œuf. Au moment où l'œuf est pondu, les chromosomes se trouvent en métaphase de la première division de maturation (figure 1 *a*). Le fuseau est à la périphérie de l'œuf et le spermatozoïde non loin du centre, dans le vitellus. La première division de maturation se déroule rapidement (figure 1 *b*), puis la seconde, cependant que le premier polocyte se divise également (figure 1 *c*). Nous avons alors quatre noyaux haploïdes, dont l'un, le pronucléus femelle, vient au centre de l'œuf fusionner avec le pronucléus mâle (figure 1 *d*). Le nombre diploïde — environ soixante — est donc rétabli de façon normale, par amphimixie. On le retrouve dans les cinèses blastodermiques.

Dans les autres stations de *lapidella*, les œufs se développent soit normalement, comme ci-dessus, soit par pseudogamie. Dans ce dernier cas, on observe une première division de maturation semblable à celle de l'œuf normal (figure 2 *a* et *b*) puis une régression des chromosomes en position équatoriale (figure 2 *c*) qui rétablit précocement le nombre diploïde, comme chez l'espèce parthénogénétique (figure 3 *a-d*), *L. ferchaultella* (NARBEL-HOFSTETTER, 1954), par automixie. Puis nous assistons à la division du fuseau de restitution, aboutissant à la formation de deux noyaux diploïdes (figure 2*d*). Le spermatozoïde, toujours présent, subit la même évolution que dans l'œuf normal. Il semble que, dans certains œufs du moins, il fusionne avec le noyau diploïde central, mais l'absence de noyaux triploïdes dans le blastoderme, de même que l'absence d'intersexualité permet de supposer que l'embryon descend alors de l'autre noyau. Le germen reste en tout cas diploïde. La suite de l'analyse cytologique précisera le sort du noyau triploïde. Il semble néanmoins que le spermatozoïde active l'œuf



La maturation de l'œuf et le rétablissement du nombre diploïde chez *Luffia*.

- 1) Type bisexué normal.
- 2) Type pseudogamique.
- 3) Type parthénogénétique.

sans opérer lui-même la régulation du nombre chromosomique. Nous avons là un cas de pseudogamie naturelle comparable à celui des Nématodes ou des Turbellariés. Chez *Luffia*, comme chez ces derniers, la pseudogamie pourrait être « le pont jeté par la nature entre la fécondation et la parthénogénèse naturelle » (BRACHET).

La cytologie de la pseudogamie, comparée à celle du développement normal et à celle de la parthénogénèse, fera l'objet d'un prochain travail. Mais il est déjà possible de faire quelques remarques sur le déterminisme de la pseudogamie chez *Luffia*.

1) Je n'ai jamais trouvé d'œufs pseudogamiques isolés dans une ponte normale, ni l'inverse. Il semble bien que la ponte issue d'un couple donné est entièrement d'un type ou entièrement de l'autre.

2) Les femelles bisexuées isolées aussitôt après leur éclosion ne pondent pas et meurent sans descendance. Les œufs pseudogamiques ne sont donc pas des œufs parthénogénétiques fécondés.

3) Tous les œufs pseudogamiques contiennent un ou plusieurs spermatozoïdes. Les femelles accouplées à un mâle infécond ne pondent pas. Il semble que ce n'est pas l'accouplement qui déclenche la ponte et le développement des œufs, mais bien la présence du spermatozoïde.

4) Le degré de polyspermie ne paraît pas influencer le type de développement de l'œuf.

5) Les caractéristiques individuelles du mâle ne semblent pas jouer de rôle déterminant dans la pseudogamie. Les pontes fécondées par un mâle donné sont normales ou pseudogamiques sans qu'on puisse discerner aucune loi dans l'alternance des modes de développement (table 1).

6) L'âge de la femelle semble être également indifférent à cet égard.

7) Les femelles de certaines populations semblent fournir exclusivement des pontes normales (Mesocco) ou pseudogamiques (Saclas-Sud), quels que soient les mâles auxquels elles ont été accouplées (table 2). Les mâles de Mesocco par contre engendrent aussi bien des pontes pseudogamiques que normales. Il semble bien que la pseudogamie est une propriété attachée à la femelle.

TABLE 1.

Descendance de deux mâles accouplés chacun à plusieurs femelles.

♀	♂	Œufs	♀	♂	Œufs
1 Lostallo 64 <i>a</i>	} Lostallo N	pseudog.	1 Lostallo 136	} Lostallo X	normaux
2 Lostallo 64 <i>b</i>		normaux	2 Cevio 128		normaux
3 Lostallo 65		pseudog.	3 Cevio 132		douteux
4 Saclas 66	}	pseudog.	4 Cabbio 147	}	pseudog.
5 Cevio 67		pseudog.	5 Cabbio 148		normaux
			6 Cevio 130		pseudog.
			7 Cabbio 110		douteux

Les individus sont désignés par leur lieu d'origine et un numéro d'ordre.
Les œufs « douteux » sont des œufs trop jeunes pour être caractéristiques.

TABLE 2.

Descendance de femelles de Saclas-Sud et de Mesocco accouplées à des mâles d'origines diverses.

♀	♂	Œufs	♀	♂	Œufs
Saclas E 66	Saclas RD ε	pseudog.	Mesocco 201	Chantilly π	normaux
» G 50	Saclas RD ε	»	» 242	Saclas N σ	»
» G 51	Mesocco θ	»	» 243	Mesocco ψ	»
» G 52	Mesocco θ	»	» 280	Mesocco VIII	»
» E 67	Mesocco ζ	»	» 283	Mesocco VII	»

8) Les mâles sont attirés indifféremment par les femelles de type pseudogamique et de type normal.

9) Une rapide étude morphologique ne montre pas de différence entre les femelles des deux types.

La seule station exclusivement pseudogamique que j'ai trouvée, Saclas-Sud (Seine et Oise, France), permet de faire quelques observations relatives à l'hérédité et au rôle évolutif de la pseudogamie.

1) Je n'y ai jamais trouvé que des chenilles femelles, alors que dans les autres stations non parthénogénétiques, j'ai toujours trouvé quelques chenilles mâles. Il semble donc probable que les femelles pseudogamiques sont thélitiques, comme les parthénogénétiques.

2) Ces femelles — aptères et donc incapables de se déplacer — sont très probablement fécondées par les mâles d'une population normale voisine (Saclas-Nord). Les deux populations sont adjacentes mais distinctes, l'une sur des arbres, l'autre sur un mur.

3) L'étude cytologique de la population de Saclas-Sud s'est étendue sur les années 1951 à 1954. Le développement des œufs y est invariablement pseudogamique. La pseudogamie est donc vraisemblablement héréditaire, comme la parthénogénèse.

L'existence de la pseudogamie chez *Luffia* présente un grand intérêt au point de vue de l'origine de la parthénogénèse. La suite des recherches doit préciser les résultats déjà acquis, tant dans le domaine de la cytologie que dans ceux de la systématique et de la biologie.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAPMAN, T. A. 1901. *Notes on Luffias — with incidental remarks on the phenomenon of parthenogenesis*. Entom. Record. 13: 91-?.
- NARBEL-HOFSTETTER, M. 1954. *La cytologie de la parthénogénèse chez Luffia ferchaultella Stph. (Lépid. Psychide)*. Communication préliminaire. Rev. suisse Zool. 61: 416-419.
-

N^o 10. **Walter Fiedler**, Zürich. — Über einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugetieren.
Mit 5 Textabbildungen.

(Zoologischer Garten, Zürich: Direktor: Prof. Dr. H. HEDIGER.)

Durch Herrn Prof. HEDIGER¹ wurde ich seinerzeit auf einen männlichen Nasenbären (*Nasua rufa*) im Basler Zoo aufmerksam gemacht, der offensichtlich eine Markierungshypertrophie zeigte. Ich habe im Verlaufe eines Jahres dieses Tier oft beobachtet und anschliessend zum Vergleich im Zürcher Zoo Beobachtungen an einem Pärchen von *Nasua rufa* und einem einzelnen Männchen offensichtlich anderer Artzugehörigkeit (die noch nicht festgestellt werden konnte) angestellt.

Das in Basel beobachtete Tier kam im Januar 1947 zusammen mit einem anderen Männchen und zwei Weibchen in den dortigen Zoo und ist seit Jahren allein. Es wurde mir anfangs als sehr bissig geschildert. Das Zürcher Weibchen befindet sich schon seit vielen Jahren im Zoo, das Männchen kam als mehrere Monate altes Jungtier vor zweieinhalb Jahren dort an. Beide waren bis auf einen Zeitabschnitt von zwei Monaten im Herbst 1954 beisammen. Damals hatte man sie getrennt, weil man Nachzucht erwartete. Das wesentlich kleinere Einzeltier wurde von Privaten aus Venezuela geschenkt, auf deren Gut es frei herumlief. Es war offensichtlich bei seiner Ankunft 1953 schon ausgewachsen, da es sich seither nicht mehr verändert hat. Es bewohnt einen Käfig zusammen mit einem Gürteltier. Die Zürcher Tiere sind alle sehr zahm.

Die im Verlauf der Beobachtungszeit von den Tieren bewohnten Käfige haben Grundflächen zwischen zwei und sechs m² und sind ausgestattet mit Kletterbäumen und Wandbrett, die Zürcher Käfige seit einigen Monaten auch mit von den Tieren zeitweilig gerne aufgesuchten Holzkisten.

¹) Meine Untersuchungen über Territoriumsmarkierung gehen auf einen Vorschlag von Herrn Prof. HEDIGER zurück und wurden in Zürich gemeinsam mit ihm durchgeführt. Für seine laufende Unterstützung und darüber hinaus für all das, was ich die Jahre her bei ihm lernen durfte, danke ich ihm herzlichst. Auf seine Befürwortung hin wurden mir die Aufenthalte am Basler und Zürcher Zoo durch die Vorstände der beiden Tiergärten, den Schweizerischen Nationalfond für wissenschaftliche Forschung und das Zoologische Institut der Universität Zürich finanziell ermöglicht. Auch ihnen gilt mein Dank, ferner Herrn Prof. STARCK (Anatom. Inst. Frankfurt) und Dr. HALTENORTH (Zool. Sammlg. d. Bayr. Staates) für die Überlassung von fixiertem Material und allen, die mich durch Ratschläge und Literatur laufend unterstützten, nicht zuletzt den Wärtern der beiden Zoos. Meinem Kollegen Dr. INHELDER danke ich besonders für Überlassung der dieser Arbeit beigelegten Photographien.

Bei allen untersuchten Männchen — bei Weibchen wurden nie Markierungsbewegungen beobachtet — liessen sich zweierlei Bewegungsweisen feststellen, die wir aus später zu erörternden Gründen als zum Markierungsverhalten gehörig anzusehen haben: einerseits ein Reiben der Analregion auf dem Boden, oft gefolgt von verteilenden Bewegungen der Hinterextremitäten, andererseits ein Schleifen des Penis über den Boden bzw. häufig auch über Äste,

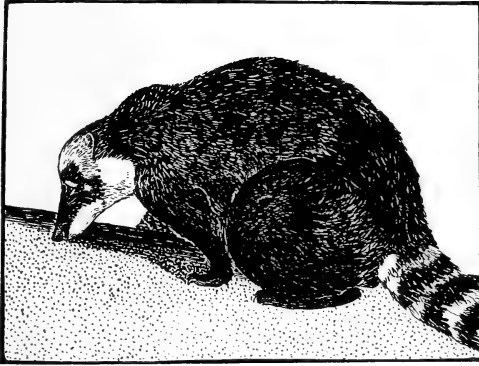


Abb. 1.

Nasua rufa (Männchen aus dem Zürcher Zoo) bei Sekretverteilungsbewegungen unmittelbar nach Reiben der Analregion auf dem Boden; nach Photo Dr. Inhelder.

Bretter usw. Die Verteilungsbewegungen der Hinterextremitäten erfolgten oft auch losgelöst vom Reiben der Drüsenregion auf dem Boden (Abb. 1). Die beiden Bewegungsweisen treten grob geschätzt im Verhältnis 1:1 auf. Sie wurden in den beigegeführten Diagrammen nicht unterschieden, da sie in vielen Fällen auch in der Beobachtung schwer auseinanderzuhalten waren.

Das Basler Männchen markierte im Innenkäfig meist nahe dem Gitter gegen die Zuschauer, nur fallweise auch weiter hinten im Käfig. Liess man es in den Aussenkäfig, so wurden in der Regel auch die Schwelle von diesem in den Innenkäfig und ein im Käfighintergrund liegender Baum mit Marken versehen. Eine ausgesprochen optische Bezogenheit auf den Besucher war nicht feststellbar, doch zeigte sich bei anderen Gelegenheiten eindeutig, dass der Bär jede noch so kleine Bewegung registrierte ohne im

geringsten „hinzusehen“. In der Nähe der Besucher verteilen sich die einzelnen Markierungsstellen auf eine grössere Fläche, in einem kleineren Käfig im Affenhaus, in dem er vorübergehend auch gehalten wurde, auf den ganzen Raum. Das *Nasua rufa*-Männchen in Zürich sah ich so selten markieren, dass über besondere Markierungsstellen nichts aussagbar ist. Das kleinere Männchen markiert mit besonderer Vorliebe nahe der Ausflussdole im Wärtergang hinter den Käfigen.

Harn- und Kotabgabe stehen offensichtlich in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit dem Markieren. In den grösseren Käfigen in Basel und Zürich liess sich keine lokalisierte Kotabgabe feststellen. Im kleinen Käfig im Basler Affenhaus notierte der Wärter, Herr GIULIANI, während der Zeitdauer von über einem Monat jede Kotabgabe. Bei einem Durchschnitt von etwas mehr als drei Defäkationen im Tag war wohl eine besondere Bevorzugung eines bestimmten Bereiches festzustellen. Aber in diesem Bereich befinden sich Käfigtüre, Futternapf und Trinkgeschirr.

Das Basler Männchen zeigt nun — verglichen mit den Zürcher Tieren — eine ausserordentlich hohe Markierungsintensität, und zwar besonders im ersten Abschnitt der Beobachtungszeit, in den Monaten Juni und Juli 1953. Später nahm sie eher ab, vielleicht auch unter dem Einfluss meiner häufigen Anwesenheit. Das Tier liess sich z. B. von mir gerne kraulen, animierte mich oft geradezu dazu, während es sofort wütend zu keckern anfang, schlug und biss, wenn sein Wärter ein gleiches versuchte. Ich vermute, dass der Wasserschlauch, mit dem Herr REYMOND im Raubtierhaus täglich den Käfigboden ausspritzte, für diese Feindschaft mit verantwortlich ist, gelten doch manche Nasenbären geradezu als wasserscheu.

In fremden Käfigen benahm sich das Tier sehr unterschiedlich. War ein solcher von einem anderen Tier bewohnt und nicht gründlich gereinigt worden, bevor man den Nasenbären hineinliess, so markierte dieser gar nicht oder doch wesentlich seltener als sonst. Wurde dagegen ein Käfig gründlich ausgewaschen, so machte dem Tier der Ortswechsel u. U. gar keinen Eindruck, da es häufig von einem Käfig in einen anderen umgesetzt wurde. Fast bei jeder versuchsweisen Umsetzung fand der Bär, wenn er schnuppernd im fremden Gebiet herumliief, irgendwelche Nahrungsreste und begann sofort daran herumzukunftern, auch dann, wenn er sich sichtlich

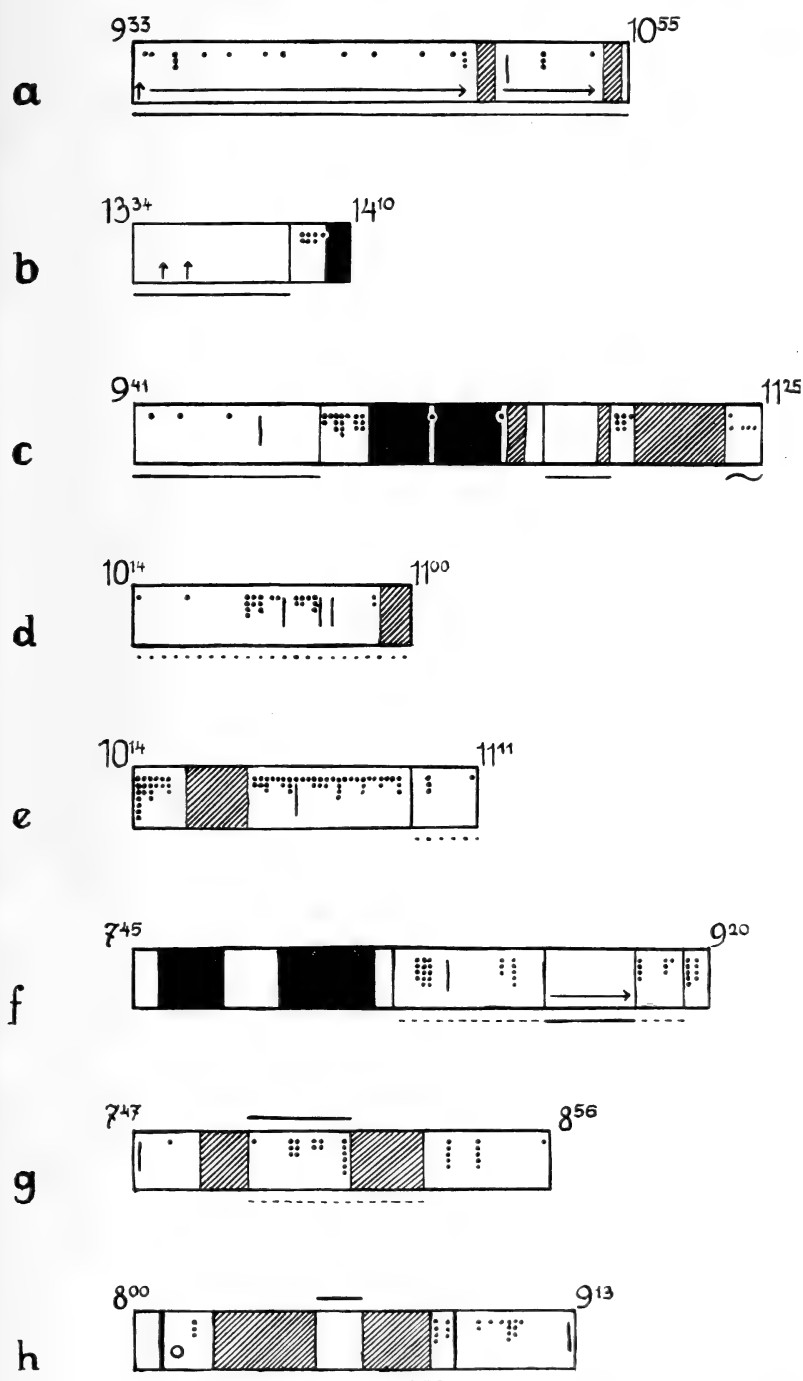


ABB. 2.

Diagramme des Markierungsverhaltens des Basler Nasenbären in einigen typischen Situationen.

Zahlen: Beginn und Ende der Beobachtung.

Punkt: einzelner Markierungsakt.

Senkrechter Pfeil: erstes Knabbern an Nahrung in fremdem Käfig.

Waagrecht Pfeil: andauerndes Fressen während des Herumsuchens im fremden Käfig.

Schwarze Fläche: Nasenbär in Schlafstellung.

Schraffierte Fläche: Beobachtung durch Ausseneinflüsse unterbrochen.

Senkrechter Strich: Nasenbär wurde gekraut.

Durchgehender Strich unter dem Beobachtungsdiagramm: Nasenbär befindet sich im Serval- bzw. Babuinkäfig.

Strichlierte Linie unter dem Diagramm: Nasenbär befindet sich im leeren Käfig neben seinem Käfig im Affenhaus.

Durchgehender Strich über dem Diagramm: fremdes Tier befindet sich im Nasenbärenkäfig.

Wellenlinie unter Diagramm: Nasenbär befindet sich im eigenen Aussenkäfig im Raubtierhaus.

Punktierte Linie unter dem Diagramm: Block mit Fremdgeruch im Nasenbärenkäfig.

Kreis: Käfig, in dem sich der Nasenbär gerade befindet, wird zu Reinigungszwecken ausgespritzt.

* * *

Nasenbär im Raubtierhaus

a) 18.6.1953: Nasenbär wurde in den danebenliegenden Servalkäfig umgesetzt, Diagramm von dieser Zeit im Servalkäfig aufgenommen; dieser ungereinigt, Taubenfedern auf dem Boden herumliegend; Markierungsintensität (Anzahl von Markierungsakten je Minute) $I = 0.26$.

b) 22.6.1953: Nasenbär teils im von Exkrementen und Futterresten gereinigten Servalkäfig, teils im eigenen Käfig; noch immer einige Federn vorhanden, an denen er herumknusperte; $I = 0$ (im Servalkäfig) bzw. 1.16 (im eigenen Käfig).

c) 11.7.1953: Situation wie unter b); erste Beobachtungszeit im eigenen Käfig beinhaltet lange Schlafperiode, die bei Berechnung der Intensität nicht berücksichtigt wurde; $I = 0.09$ bzw. 0 (für die beiden Zeitabschnitte im Servalkäfig), 1.46 und 1.75 im eigenen Innen- und 1.83 im eigenen Aussenkäfig.

d) 14.7.1953: Nasenbär im eigenen Käfig, unmittelbar nachdem ein Holzblock in diesen gelegt worden war, der vorher eine Zeit lang im Servalkäfig gelegen hatte; Markierungsverhalten dadurch eine Zeit lang gehemmt, Intensität entsprechend herabgesetzt, $= 0.56$.

e) 16.7.1953: typisches Beispiel für Verhalten des Bären im eigenen Käfig; $I = 1.83$; anschliessend wurde ein mit Zwiebeln eingeriebener

Block in den Käfig gegeben und sofort eingehend untersucht; herabgesetzte Intensität (0.27) wohl mehr auf dieses Interesse als auf Hemmung durch Fremdgeruch zurückzuführen, da das Tier Zwiebeln, die man ihm anbot, sofort frass.

Der gleiche Nasenbär im Affenhaus.

f) 7.10.1953: Nasenbär im eigenen Käfig meist schlafend, dann in den leeren Nebenkäfig gelassen, den er mehr oder minder als seinem Territorium zugehörig betrachtete ($I = 0.86$ bzw. 1.0), dann in den Babuinkäfig, in dem er wieder nicht markierte, zurück in den erwähnten Nebenkäfig und wieder in seinen eigenen Käfig ($I = 2.25$).

g) 8.10.1953: Meerschweinchen im Nasenbärenkäfig, während sich der Bär im oben erwähnten Nebenkäfig befand; Bär machte sich aufgeregt an der Trennwand zu schaffen, markierte aber auch sehr oft ($I = 1.0$ gegenüber 0.47 , nachdem er nach Entfernung des Meerschweinchens wieder zurückgelassen worden war).

h) 10.10.1953: gleiche Situation wie unter g), aber Frettchen in den Nasenbärenkäfig versetzt; dass der Bär während dieser Zeit nicht markierte (gegenüber I von 0.37 vorher und 1.75 nachher im Nebenkäfig, 0.6 nachher im eigenen Käfig), ist den Umständen nach auf die ununterbrochene aufgeregte Tätigkeit des Tieres an der Trennwand zurückzuführen.

gedrückt verhielt und nicht markierte. Gab man ihm dann noch Futter, etwa einige Früchte, in den Käfig, so frass er sofort weiter, verhielt sich aber anschliessend genau so augenfällig gehemmt wie vor dem Fressen. Brachte man Fremdgeruch in seinen eigenen Käfig — etwa in Gestalt eines mit Servalduft imprägnierten Holzklotzes, so setzte auch dieser eine Zeit lang die Intensität seines Markierungsverhaltens herab. Zwischendurch kam es auch vor, dass er zwei Tage lang aus mir nicht ersichtlichen Gründen überhaupt nie beim Markieren gesehen wurde. Irgendwelche Krankheitssymptome waren nicht feststellbar. Einigemal liess ich fremde Tiere (Meerschweinchen, Frett, Katze) in seinen Käfig im Affenhaus, während er sich im leer stehenden Nebenkäfig befand. Die Anwesenheit des fremden Tieres erregte ihn sichtlich. (Vgl. zu all diesen Beobachtungen Diagramme in Abb. 2.)

Das Zürcher Männchen von *Nasua rufa* sah ich das erste mal im Januar dieses Jahres markieren, als man die beiden Tiere nach der erwähnten Trennung wieder zusammenliess. Dem ersten Markieren ging aufgeregtes Herumlaufen beider Tiere (der Wärter, Herr LEE, der mit den Tieren auf sehr gutem Fuss steht, war mit

im Käfig, ging aber bald hinaus), sowie eingehende gegenseitige Beriechung voraus. In der Folge zeigte das Männchen beide eingangs beschriebene Bewegungsweisen. Auch an späteren Tagen sah ich es noch vereinzelt markieren. Der kleine Nasenbär markiert in seinem Käfig in der Regel nicht. Er wird jeden Tag in den Wärtergang hinausgelassen, während sein Käfig gereinigt wird. Er wandert dann sofort zur Dole des Wasserabflusses und streicht dort einigemal mit dem Penis, seltener mit der Analregion, über den Boden, markiert aber — allerdings weniger häufig — auch an anderen Stellen. Unmittelbar vor diesem Ausflug bekommt er täglich Milch zu trinken und zeigt jedesmal in Erwartung der kommenden Dinge eine ganz eindeutige Laufstereotypie. Da er sehr energisch aus dem Käfig hinausstrebt, wenn die Türe geöffnet wird, dachte ich daran, dass diese Stereotypie auch mit dem Drang in sein erweitertes Territorium zu tun habe. Bei zeitlicher Trennung von Trinken und Hinausdürfen (Beobachtungen teilweise durch den Wärter, Herrn HEINIGER, angestellt) zeigte sich aber eindeutig, dass für die Stereotypie hauptsächlich die Futtererwartung verantwortlich ist.

Schliesslich ist noch darauf hinzuweisen, dass der Penis des Basler Tieres deutlich grösser war als der der anderen beobachteten Männchen. Der Präputialsack war dauernd mehr oder weniger mit weissem Schleim erfüllt, der nach einer von Herrn Prof. TOMCIK (Hygien. Institut Basel) verdankenswerterweise durchgeführten Untersuchung eine Reihe von Bakterienarten enthielt, die für Balanitis üblich sind.

Fassen wir die Ergebnisse der geschilderten Beobachtungen zusammen, so spricht der Vergleich der verschiedenen Exemplare wohl dafür, dass das Markierungsverhalten des Basler Tieres sich zu einer Stereotypie im Sinne von HEDIGER (1934) und HOLZAPFEL (1938, 1939a, b, c) entwickelt hat, sicher über das Ausmass von Intensitätssteigerung hinaus, das Markierungsverhalten auf engem Raum überhaupt oft erfährt (vgl. GOETHE 1938). Wenn sich auch aus Freilandbeobachtungen ergibt, dass alte Rüden solitär zu leben pflegen (BREHM, Säugetiere, Bd. 3, 1920, CHAPMAN 1925), so darf sicher das lange dauernde Alleinsein als ein Hauptfaktor für das Zustandekommen dieser Stereotypie angesehen werden. Es wäre eine Denkmöglichkeit, dass es sich ursprünglich um ein auf einen dauernd erwarteten und nicht kommenden Partner gerichtetes

Verhalten, vielleicht im Sinne einer Leerlaufbewegung (LORENZ 1935), handelte. Dass der Basler Bär den sozialen Kontakt sucht und von dem von ihm akzeptierten Kumpan z. B. soziale Hauptpflege verlangt, spricht wohl für eine derartige Deutung. Auch auf die vielen eingeschobenen unvollständigen Markierungsbewegungen sei hier hingewiesen. Darauf, dass ein Streben, aus dem Käfig herauszu-



Abb. 3.

Vorderarmdrüse eines Männchens von *Lemur catta* (Zürcher Zoo).
Photo Dr. Inhelder.

kommen, eine Rolle spielen könnte, lässt nichts Wesentliches schliessen. Beim kleinen Zürcher Bären kam, wie wir gesehen haben, diesem Faktor eine sehr geringe Rolle zu. Dieses kleine Männchen suchte übrigens zum Schlafen engsten Kontakt mit dem Gürteltier und hat auch sicher mehr Kontakt mit dem Wärter als der Basler Bär. Futtererwartung veranlasste auch diesen zu unruhigen Hin- und Herlaufen am Gitter. Markiert wurde dann überhaupt nicht.

Weiters muss geklärt werden, inwieweit das Rutschen mit der Penisregion auf dem Boden mit dem Markieren zu tun hat. Nach SCHAFFER (1940) sind beim Nasenbären nur Anldrüsen bekannt. Ein drüsiges Feld am Bauch wie es Pocock (1921) für *Potos flavus* beschreibt, konnte ich zumindest makroskopisch nicht feststellen. Histologische Untersuchung der in Frage kommenden Bereiche ist vorgesehen, sobald sich genügend Material findet. Der Befund von

Prof. TOMCIK liess zunächst vermuten, dass eine Dauerbalanitis Folge des gehäuften Markierens und dann dauerndes Rutschen Folge der lästigen Entzündung sei. Aber das völlig gleichartige doppelläufige Verhalten zeigen auch die Zürcher Tiere, weshalb ich



Abb. 4—5.

Abb. 4. Weibchen von *Lemur catta* (Zürcher Zoo) schickt sich an, mit dem Drüsenfeld der Perinealregion das Gitter zu markieren; Photo Dr. Inhelder.

Abb. 5. Männchen von *Lemur catta* (Zürcher Zoo) presst durch Armbewegungen Sekret aus seinen Vorderarmdrüsen, um damit den Rand eines Kessels zu markieren; Photo Dr. Inhelder.

auch irgendwie perversiertes Sexualverhalten ausschliessen möchte. Solange histologische Befunde ausstehen, steht auch nicht fest, ob wir zwei getrennte Drüsenregionen und damit Markierungsmodi vor uns haben. Dass es zweierlei Markierungsverhalten bei derselben Art gibt, zeigen z. B. die Katzenmakis.

Beim Nasenbären sei noch auf das Herumknuspern an Nahrungsresten in fremden Käfigen hingewiesen. Unter Hinweis beispielsweise auf eine Beobachtung von KRIEG (1931) über in der Falle zu fressen beginnende Gartenschläfer lässt sich hier wohl eindeutig von einer Übersprunghandlung im Sinne von TINBERGEN sprechen.

Was das Markierungsverhalten der Katzenmakis (*Lemur catta* Linneus 1758) betrifft, sind bei Lemuren allgemein zwei differenzierte Hautdrüsenbezirke bekannt: einmal der haarlose Bereich des Perineums und zum andern drüsige Bereiche an Ober- und Unterarm (Abb. 3). In unserer Kattagruppe fällt jedem zuerst ein stummelschwänziges aggressives Weibchen auf, das bei jeder Annäherung ans Gitter sofort herkommt, die Perinealregion ans Gitter drückt und reibt (Abb. 4). Die verschiedenen Tiere der Gruppe haben bestimmte bevorzugte Markierungsplätze, so das α -Männchen besonders an bestimmten Astenden des grossen Kletterbaumes. Wegen dauernder Streitereien zwischen dem alten und einem jüngeren Männchen wird letzteres zusammen mit einem Weibchen abgesperrt. Zu Beobachtungszwecken wurden beide Gruppen zusammengelassen. Dabei fiel beim α -Männchen auf, dass es in sichtlicher Erregung den Schwanz zwischen den verschränkten Armen durchzog, und dann in Richtung auf das Objekt seiner Aufregung schwenkte. Im Zusammenhang mit den Armdrüsen vermuten wir, dass diese Bewegung duftverteilende Funktionen hat. Ansonsten könnte es sich unter Berücksichtigung der auffälligen Schwanzfärbung auch um ein optisches Signal handeln. Auf eine weitere Betätigung dieser Drüsen wurden wir durch einen Hinweis von Herrn REHM, dem Wärter im Affenhaus, aufmerksam. Betritt dieser mit einem Kessel den Käfig und stellt ihn ab, so kommt sofort das jüngere Männchen, erhebt sich auf die Hinterbeine, ringt die Arme wie um Sekret aus den Drüsen zu pressen (Abb. 5) und reibt dann mit den Innenflächen der Unterarme die Ränder des Kessels ein. Gleichartiges Benehmen zeigt das andere Männchen zumindest nicht in so auffälliger Form, bei Weibchen sahen wir es überhaupt noch nicht, wohl aber, dass sie mit den Armen einen Ast umfassen und an bestimmten Stellen reiben. Gelegentlich machen sich auch die Männchen dort zu schaffen. Die Beobachtungen an den Tieren der Zürcher Katta-Gruppe erwecken den Eindruck eines gewissen Individualismus in der Art des Markierungsverhaltens. Zur weiteren Klärung sind noch Beobachtungen an anderen Tieren nötig.

LITERATUR

BREHM, A. E. Tierleben. 1920. 4. Auflage, *Säugetiere*. Bd. 3. Leipzig und Wien.

REV. SUISSE DE ZOL., T. 62, 1955.

18

- CHAPMAN, F. M. 1935. *José. Two months from the life of a Barro Colorado coati*. Natural History April, 297-308.
- GÄTHER, F. 1938. *Beobachtungen über das Absetzen von Witterungsmarken beim Baummarder*. Der Deutsche Jäger, München. Nr. 13.
- HEDIGER, H. 1934. *Über Bewegungstereotypien bei gehaltenen Tieren*. Revue suisse Zool. 41: 349-356.
- 1950. *Wild animals in captivity. An outline of the biology of Zoological Gardens*, London.
- HOLZAPFEL, M. *Über Bewegungstereotypien bei gehaltenen Säugern:*
- 1938a. I. Mitteilung: *Bewegungstereotypien bei Caniden und Hyæna*.
- 1938b. II. Mitteilung: *Das Weben der Pferde*. Beide: Zs. f. Tierpsychologie. 2: 46-72.
- 1939a. III. Mitteilung: *Analyse der Bewegungstereotypie eines Gürteltieres*. Zool. Garten NF. 10: 184-193.
- 1939b. IV. Mitteilung: *Analyse des „Webens“ bei zwei Lippenbären*. Zs. f. Tierpsychologie. 3: 151-160.
- HOLZAPFEL, M. 1939c. *Die Entstehung einiger Bewegungstereotypien bei gehaltenen Säugern und Vögeln*. Rev. suisse Zool. 46: 567-580.
- KRIEG, H. 1931. *Beobachtungen am Gartenschläfer*. Zs. f. Säugetierkunde. 6: 137-142.
- LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. Journal für Ornithologie. 83: 137-213, 289-413.
- POCOCK, R. I. 1921. *The external characters and classification of the Procyonidae*. Proc. Zool. Soc. 389-422.
- SCHAFER, J. 1940. *Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere*. Berlin und Wien.
- TINBERGEN, N. 1952. *Instinktlehre* (übers. v. O. KOEHLER). Berlin und Hamburg.

Nº 11. **E. Inhelder**, Zürich. — **Über das Spielen mit Gegenständen bei Huftieren. (Mit Textabbildungen.)**

(Aus der Tierpsychologischen Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten.

Mit Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung).

Bei der Untersuchung über die Verbreitung des Spiels im Tierreich kommt BUYTENDIJK (1933) zum Schluss, dass Huftiere nicht

spielen. „Das Spielen ist immer ein Spielen mit Etwas“, nur „Ding-Annäherungstiere“ spielen, und er versteht darunter die Affen und Jagdtiere (Carnivoren). Sie ergreifen die Frucht, das Beutetier, währenddem Huftiere auf Nahrungsfelder eingestellt sind. Obige Auffassung stammt wohl von der einseitigen Beachtung des Spiels als Beutespiel. DARLING (1937), HEDIGER (1944) und PILTERS (1954) haben aber gezeigt, dass Huftiere auch spielen,



ABB. 1.

Indischer Panzernashornbülle beim Spiel mit dem Ball, seinem Kampfspielkumpan.

hauptsächlich in Form des Flucht- oder Laufspieles, wobei es vor allem um das Entkommen geht. Es zeigt sich vornehmlich eine spielerische Betätigung und Bereicherung im Feindfelde. PILTERS (1954) wies ausserdem auf Kampf- und Sexualspiele bei Neuwelt-Cameliden hin. Im sog. Festungsspiel (King o' the Castle, DARLING (1937)), in dem ein Tier eine Bodenerhöhung gegenüber einem Anstürmer verteidigt, wird offensichtlich auch die Territoriumsseite in der dritten Dimension ins Spiel einbezogen. Spiele mit Gegenständen bei Huftieren sind aber m. W. bis heute unbekannt geblieben. Offenbar können jedoch auch diese Tiere einen Gegenstand zum Spiel benutzen, wobei dieser z. B. Kumpanbedeutung erlangen kann. Dies zeigte sich besonders schön bei einem 6½-jährigen, noch nicht geschlechtsreifen indischen Nashornbullen (*Rhinoceros unicornis*) im Basler Zoo. Das Tier spielte durchschnittlich 50 Minuten lang mit einem Vollgummiball von 40 cm ø und 50 kg Gewicht (Abb. 1). Das eingehend analysierte Verhalten zeigte sich

als Symbolspiel (PIAGET 1945) von Kampf-, teils Sexualcharakter (INHELDER 1955).

Beobachtungen aus dem Zürcher Zoo zeigen, dass Spielen mit Gegenständen bei Huftieren weit verbreitet ist. Valaya, ein etwa 10-jähriges indisches Elefantenweibchen (*Elephas maximus*), beobachtete ich oft, wie es auf den Grabenrand niederkniete und



Abb. 2.

Elefant im Spiel mit 2 Gegenständen.

mit dem Rüssel einen Stein zum Spielen heraufholte. Es kann dies als Spielappetenz bezeichnet werden. Ich gab ihr dann einen Autoreifen, den sie in kurzer Zeit zum wechselreichen Spiel benutzte. In freier, spielerischer Kombination treten darin teils erworbene, teils instinktive Bewegungen verschiedener Funktionskreise auf. Nach kürzeren oder längeren Unterbrechungen nimmt sie das Spiel immer wieder auf; der Abbruch geschieht spontan oder durch futterbringende Besucher. Rüssel und Füße als Spielorgane benutzt das Jungtier wechselreich koordiniert. Der Reifen wird z. B. mit dem Vorder- oder Hinterfuss nach vorne oder hinten geschoben, er kann mit Vorder- und Hinterextremitäten gleichsinnig, von hinten nach vorne oder umgekehrt, befördert werden. Die Extremitäten arbeiten aber auch entgegengesetzt, sodass das Spielding z. B. mit dem Hinterfuss nach vorne und mit dem Vorderfuss wieder nach hinten geworfen wird. Den Gegenstand

schiebt das Tier beim Vorwärtsgehen vor sich her; Rüssel und Füsse leisten bei diesen Bewegungen auch kombinierte Arbeit. Die spielerische Lokomotion bewerkstelligt es ferner mit einem Fuss im Reifen durch einen Schwung in einer Richtung, oder das Tier trabt mit dem Pneu am Fuss durchs Gehege. Dass der Elefant die Form des Reifens kennt, zeigt sich einmal darin, dass er oft rückwärts auf ihn zugeht und zielgerichtet mit dem Fuss in den Ring tritt. Erworbenes Spielverhalten zeigt sich wohl auch dann, wenn er den am Boden liegenden Pneu zwischen die Hinterfüsse klemmt und so vorwärts oder rückwärts geht. Durch vielseitiges Herumhantieren mit dem Gegenstand werden dessen Eigenschaften auf spielerische, unwillkürliche Art und Weise bekannt (Experimentierspiel, GROOS 1930). Als Untersuchungsorgane sind Rüsselspitze und Fussrand offenbar empfindsame, nervenreiche Tast- und Greiforgane; durch feine tastende Bewegungen des Rüssels, ebenso durch saches Abtasten mit dem Fusse (bes. Hinterrand des Hinterfusses), werden Gegenstände erkundet. Neben den z. T. erworbenen Spielbewegungen erscheinen instinktive aus verschiedenen Funktionskreisen. Der zusammengeknüllte Pneu wird z. B. ins Maul genommen und fallen gelassen; deutlicher zeigte sich dies im Spiel mit einem grösseren Stein, wobei sich das Tier in dauernder Wiederholung 10 Minuten lange verweilen konnte; es führte den Stein mit dem Rüssel ins Maul (oder nahezu) und liess ihn wieder fallen. Öfters führte es Zuführbewegungen zum Maul mit dem blossen Rüssel aus; offensichtlich Fressbewegungen z. T. mit einem Futtersymbol. Die dauernd enge Bindung an den Gegenstand, auf die noch zurückgekommen wird, sowie vielleicht das Stossen des Gegenstandes mit dem Rüsselansatz meist gegen Ecken oder den erhöhten Grabenrand, in derselben Weise wie es das Alttier von hinten dem Jungen gegenüber tut — die Tiere gehen dann in engem Kontakt Tandem — dürfte Kumpanverhalten sein. Kampfverhalten zeigt sich beim Zusammenknüllen und Herumtreten mit den Vorderfüssen auf dem Gegenstand, z. T. auch im wiederholten Hochwerfen desselben. Im reichen Wechsel erworbener und instinktiver Spielbewegungen erhält der Gegenstand beim oft raschen Stimmungswechsel des Tieres offenbar auch symbolische Futter-, Kumpan- und Feindbedeutung.

Bemerkenswert ist, wie erwähnt, die ausserordentlich starke Bindung, die das Tier zum Gegenstand erhielt. Ausserhalb der

Spielbetätigung nahm es ihn bei Ortsveränderungen meist mit, so lag der Reif z.B. beim Futterbetteln regelmässig bei ihm. (Diese Bindung zeigt sich seit dem 16. Juni 1954 immer wieder, wenn das Tier das Spielzeug neu erhält). Dabei dachte es wiederholt daran und suchte es mit dem Hinterfusse tastend ab. Besonders bei neuer Anwesenheit des Pneus wurde die Kot- und Harnabgabe hart neben oder die Harnabgabe auf ihn getätigt. K. M. SCHNEIDER (1939) beschreibt einen grossen Panda (*Alluropus melanoleucus*), der u. a. seinen Spielreifen beharrt. W. ZUEBLIN (mdl. Mittlg.) beobachtete Kleinkinder, die ihr Spielzeug beharren. Ob dieses Verhalten als Markieren aufzufassen ist, wie dies EIBL-EIBESFELDT (1950) bei einem Dachs (*Meles meles*) an seinem Spielgegenstand beobachtete, ist nicht einfach zu entscheiden. Besonders drastisch zeigte sich die enge Bindung des Jungtieres zum Gegenstand abends, wenn es in den Stall gehen sollte. Es hatte die Erfahrung gemacht, dass ihm das Spielding draussen oder im Stall drin weggenommen wurde. Um dies zu verhindern, wandte es verschiedene Ausweichmethoden an: Wegspringen mit dem Gegenstand, mit ihm ins Bassin gehen oder ihn ins Wasser werfen, das Spielding zwischen die Hinterbeine klemmen, mit einem Fuss in die Reifenöffnung stehen, oder was besonders bemerkenswert ist, auf den Reifen liegen, um ihn vor dem Zugriff zu schützen. Einmal bemühten sich 3 Männer darum, ihm das Spielzeug wegzunehmen. Vielleicht kommt in diesem Verhalten des Tieres auch ein gewisser Trotz zum Ausdruck oder Freude am Widerstandleisten im Spiel, das mit ihm getrieben wird. Ein ebenso starkes Kontaktbedürfnis zeigte das Jungtier zu „Mandjullah“, einer angeblich etwa 44-jährigen Elefantenkuh (*Elephas maximus*). Dieses kam in folgender Situation besonders zum Ausdruck: Wird das Tier morgens allein ins Aussengehege gelassen, wo sich der Spielreifen befindet, so entwickelt sich das sofort beginnende Spiel nach durchschnittlich 10 Minuten zu einem Höhepunkt. Das Tier spielt intensiv, rasch wechseln die Bewegungen, es läuft, trompetet, wirft das Spielzeug hoch, schiebt es mit Füssen, zieht es am Fusse nach, tritt auf ihm herum usf. und zirkuliert dauernd zwischen Spielding (oder nimmt es mit) und Stalltüre, wo es mit dem Alttier Kontakt aufzunehmen versucht. Das Spiel ist erregt, nervös, gehäufte Kotabgabe findet statt. Dieses bis 45 Minuten dauernde Spiel zeigt, verglichen mit dem entspannteren, dieselben Verhaltensweisen in reichem Wechsel, zusätzlich Trom-

peten, öfters erhobenem Schwanz und etwas gestellten Ohren. Spontaner, intensiverer Bewegungsausbruch bei normalem Spiel war seltener zu beobachten. Das Tier brach aber auch dieses affektivere Spiel spontan ab oder liess sich durch Besucher (Futterbettelnd) ablenken. Situation und Verhalten zeigen offenbar folgendes: Die Spannung, hervorgerufen durch die Blockierung des Kontaktbedürfnisses mit dem Alttier, wird in Form eines erregten Spiels abreagiert. BALLY (1945) setzt für das eigentliche Spiel ein gespanntes Feld voraus. Beobachtungen zeigen, dass Spielverhalten auch in gespannter Situation auftritt, bei gestautem Trieb oder Antagonismus zweier Bedürfnisse, wobei sich die Verwandtschaft mit der Übersprungbewegung nach TINBERGEN (1940) aufdrängt. Ich möchte dieses Verhalten, wie es bei andern Säugern in verschiedenen gespannten Situationen oft zu beobachten ist, vorläufig als Übersprungspiel bezeichnen (INHELDER 1955). Dieses erregte Spiel zeigte sich auch bei einem Besuch des Elefantenvärters nach 14-tägiger Abwesenheit, als er kurz nach der stürmischen Begrüssung des Tieres wieder verschwand. Wird nun aber das Alttier ins Aussengehege gelassen, so nehmen die Tiere sofort engsten Körperkontakt auf (z. B. durch Tandemlaufen, indem die Alte die Junge mit dem Rüsselansatz von hinten stösst, oder nebeneinanderstehend die Rüssel umeinanderschlingen wie im Paarungsvorspiel). Das nervöse Spiel hört sofort auf; aber trotz dem Kontakt mit der Alten bleibt das Spielzeug nicht vergessen; dauernd wird es mitgenommen oder wieder geholt. Das Spiel ist jedoch abgeschwächt, in eher tändelnder Form.

Ein Watussistier (ca. 11-jährig) spielte sozusagen täglich (im Winter seltener) und zu jeder Tageszeit (Häufung zwischen 10/12 h und 16/17 h; Abb. 3B) mit seiner Stalltüre, indem er meist den obern Türflügel zwischen seinen Hörnern hin- und herschwingen liess, gleichförmig, leicht ablenkbar, selten intensiv, eher lässig und tändelnd (Abb. 4). Dies dauerte jeweils wenige Minuten und in kurzen Unterbrüchen bis zu 20 Minuten. Dazu musste er oft zuvor die arretierte Türe mit der Hornspitze lösen. Es ist denkbar, dass sich dieses gleichförmige Verhalten z. B. bei räumlich enger Haltung zu einer Stereotypie ausarten könnte. Der Bulle zeigte das Verhalten auch am realen Objekt, einer Watussikuh, mit der er in ähnlicher Weise ein Horngeplänkel ausführte, nachfolgend oder vorgängig der Tätigkeit an der Türe. Vielleicht darf auch das

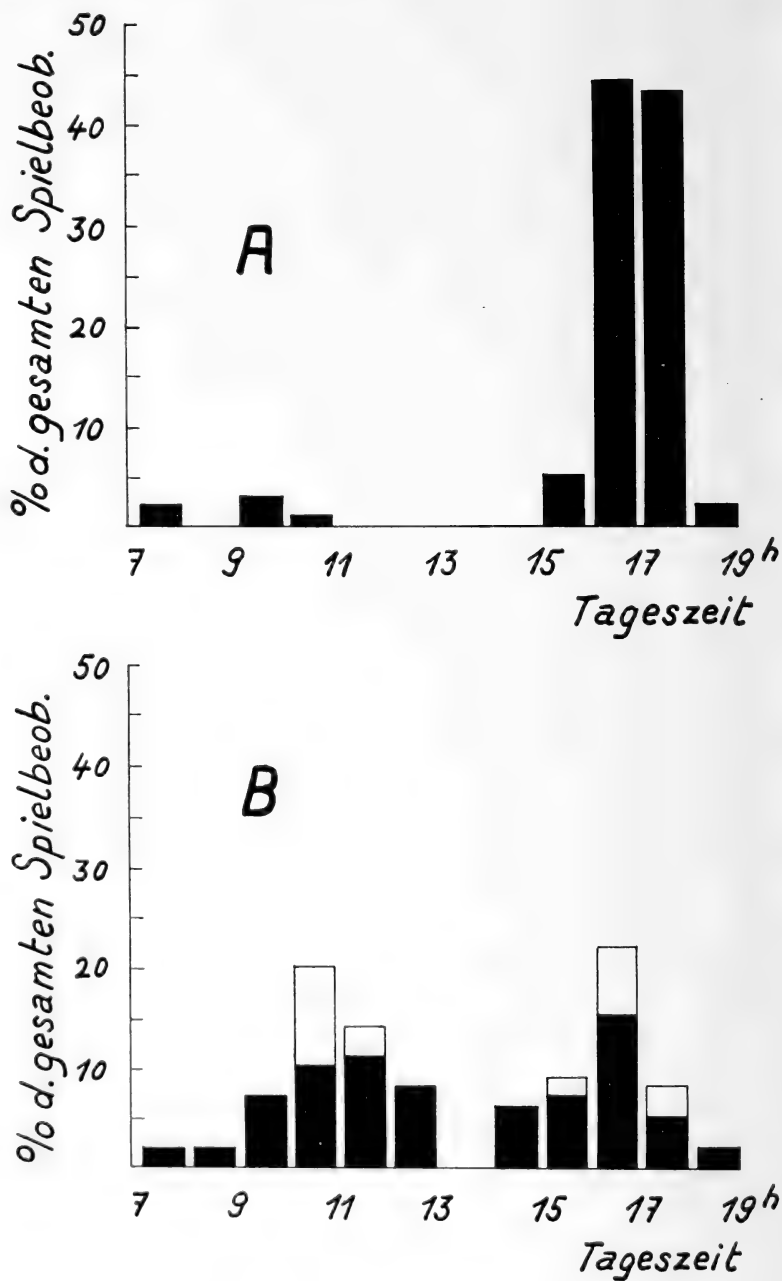


Abb. 3.

Graphische Darstellung der Spielzeiten.

- A) Bison ♂ mit dem Stamm.
 Beob. v. 29.9.54 - 23.2.55.
 Fütterungszeit ca. 17.00-17.30.
- B) Watussi ♂ mit der Stalltüre (schwarz), mit der Spieltüre (weiss).
 Beob. v. 17.9.54 - 16.2.55.
 Über die Mittagszeit wurde nicht beobachtet.

gleichsinnige, mit den Hörnern abwechselnde Aufritzen des Erdbodens dazu gerechnet werden. Offenbar ist der Türflügel ein symbolischer Kumpan im Kampfspiel. Wir planten für den Bullen

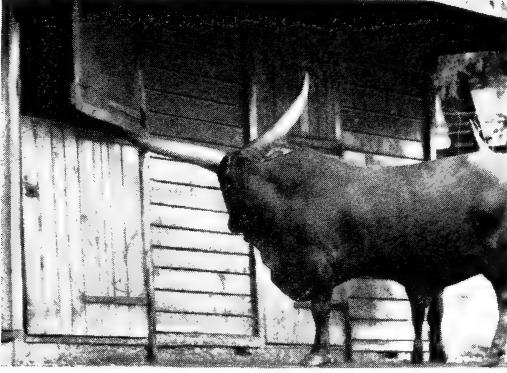


ABB. 4.

Der Watussistier pendelt die Stalltüre zwischen seinen Hörnern hin und her, offenbar als Ersatz für einen Kampfspielpartner.



ABB. 5.

Watussi an der Spieltüre.

eine Spieltüre mit den Dimensionen der Stalltüre, unweit von dieser, zu bauen, in der Hoffnung, dass er seine Beschäftigung daran ausübe, zur Schonung der Stalltüre. Nach ersten Kontakt-

nahmen begann er sich mit dem neuen symbolischen Kampfspielkumpan, der Spieltüre, zu beschäftigen (Abb. 5) und konnte am alten Objekt nur selten mehr beobachtet werden. Allerdings geschah die Montage des Geräts zur kalten Jahreszeit, während der sich der Bulle nur wenig mehr zum Spiele gestimmt zeigte.



Abb. 6.

Der Bisonbulle spielt mit dem symbolischen Kampfkompan, dargestellt durch ein Stammstück.

Ein Bisonbulle (ca. 13-jährig) bearbeitete mit den Hörnern oft am Boden liegende Äste. Man gab ihm dann ein starkes, verzweigtes Stammstück, welches in der Mitte des Geheges an einer Kette befestigt wurde. Nach der Futterbedeutung des Objektes — Blätter wurden abgefressen — wechselte diese offensichtlich zur Kumpanbedeutung im Kampfspiel (Abb. 6). Da das Spiel ausschliesslich vor der Fütterung auftritt (Abb. 3A), wobei das Tier offenbar die Spannung im Nahrungsfeld abreagiert, trägt es auch Uebersprungscharakter.

Die Grenzen zwischen Spiel und Ernstverhalten, besonders gegenüber Gegenständen, ist bei Huftieren m. E. in manchen Fällen nicht säuberlich zu ziehen. Je mehr ein Spiel an Triebe gebunden ist, umso weniger wird es sich gegen das Ernstverhalten abgrenzen lassen (EIBL-EIBESFELDT 1950). Zwei Fälle zeigten jedoch ein Verhalten mit Gegenständen, das starrer und zielgerichteter verlief: so behandelte ein Vicunjahrgst, der in Gefangenschaft oft recht

bösartig wird, einen Besen offensichtlich als ernststen Feind (PILTERS 1954), ein Weisschwanzgnubulle im Zürcher Zoo bekämpfte seine verschiebbare Stalltüre. In diesen Fällen besass das Objekt offenbar ernste Feindbedeutung, an dem als Ersatzobjekt mit voller Affektivität, zielgerichtet, starr, kurzfristig und nicht ablenkbar, Instinkthandlungen abliefen.

Die Bedeutung solchen Verhaltens mit Gegenständen, sei es nun in Form echten Spiels, Spiels mit Übersprungscharakter oder Ernstverhalten, hat für die Tiergartenpraxis offensichtliche Bedeutung. Sozusagen psychohygienischen Wert besitzt das Spiel einmal ganz allgemein, um gefangenschaftsbedingten, pathologischen Erscheinungen entgegenzuwirken, gewissermassen als Ersatzbetätigung (Kompensation) für den Ausfall von Feindvermeidung und Nahrungssuche im Zoo, sowie im engeren Sinne als Katharsis bei Übersprungsphänomenen (hier in Spielform) zur Abreaktion momentaner Spannungen. Das Überspringen auf unschädliche oder wertvollere Tätigkeiten, wie Spiel, — man möchte beinahe von Sublimation sprechen — ist für das Individuum von gesunderhaltendem Wert. Bei sozial lebenden Tieren erhält dieses Verhalten insofern Bedeutung, als sich schädlich auswirkende Triebe auf diese Weise harmlos kanalisiert werden. Vielleicht finden auch manche Säuger für einen Teil ihrer Ernstbetätigungen, denen die Gefangenschaftsbedingungen bezüglich ihrer Triebansprüche nicht genügend Raum lassen, bis zu einem gewissen Grade eine Ersatzbetätigung im Spiele, eben auch anhand von Symbolen. Spiel sowie Dressur als positive, gesunderhaltende Ersatzleistungen der Tiere in der sekundären Umwelt des Zoos sind prophylaktisch wie therapeutisch von grosser Wichtigkeit (HEDIGER 1944, INHELDER 1955).

LITERATUR

- BALLY, G. 1945. *Vom Ursprung und von den Grenzen der Freiheit; eine Deutung des Spiels bei Tier und Mensch*. Benno Schwabe u. Co., Basel.
- BUYTENDIJK, F. I. I. 1933. *Wesen und Sinn des Spiels*. Kurt Wolff Verlag. Berlin.
- DARLING, F. F. 1937. *A herd of red deer*. London.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (Meles meles L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spiels*. Z. f. Tierpsychol. Bd. 7, Heft 4: 327-355.

- EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Beiträge zur Biologie der Haus- und Aehrenmaus nebst einigen Beobachtungen an Nagern*. Z. f. Tierpsychol. B. 7, Heft 4: 558-587.
- HEDIGER, H. 1944. *Biologische und psychologische Tiergartenprobleme*. Vierteljahresschrift der Naturf. Gesellschaft Zürich. Jhg. 89: 92-108.
- INHOLDER, E. 1955. *Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen — besonders des Spiels — von Zootieren*. Z. f. Tierpsychol. B. 12, Heft 1.
- GROOS, K. 1930. *Die Spiele der Tiere*. 3 Aufl. Jena.
- PIAGET, J. 1945. *La formation du symbole chez l'enfant, imitation, jeu et rêve, image et représentation*. Ed. Actualités pédagogiques et psychologiques. Neuchâtel.
- PILTERS, H. 1954. *Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Tylopoden, unter besonderer Berücksichtigung der neuweltlichen Formen*. Z. f. Tierpsychol. Bd. 11, Heft 2: 213-303.
- SCHNEIDER, K. M. 1939. *Einiges vom grossen und kleinen Panda*. Der Zoolog. Garten. Bd. 11, Heft 6: 203-232.
- TINBERGEN, N. 1940. *Die Übersprungbewegung*. Z. f. Tierpsychol. 4: 1-40.
— 1952. *Instinktlehre*. Verlag Paul Parey. Berlin.

N^o 12. **Franz Sauer** und **Eleonore Sauer**, Freiburg im Breisgau. — Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken. (Mit 6 Abbildungen.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg/Breisgau.)

Direkte Zugbeobachtungen und Rekonstruktionen der Zugwege anhand von Ringfunden (DROST 1951; SCHÜZ 1951, 1952) zeigen, dass der Vogelzug gerichtet ist. Zahlreiche Ergebnisse weisen darauf hin, dass sich Vögel auf dem Zuge nicht nur nach bekannten optischen Wegmarken richten, sondern dass sie auch andere Orientierungsvermögen besitzen; dafür sprechen Verfrachtungsergebnisse zur Brutzeit (RÜPPELL 1935, 1936, 1937; u. a.), zur Zugzeit (RÜPPELL 1942, 1944; SCHÜZ 1938, 1949, 1950), besonders aber KRAMERS Zugorientierungsversuche im Rundkäfig und seine Futterdressuren auf Himmelsrichtungen (1949, 1950, 1951 a, 1952 a, b, 1954; KRAMER und SAINT PAUL 1950).

Die bisherigen Feststellungen beziehen sich weitgehend auf den Tagzug, für den sich der direkt oder indirekt wahrgenommene Sonnenazimut als steuernder Reiz erschliessen liess (KRAMER 1951 *a*, 1952 *a*, *b*, 1954; MATTHEWS 1951, 1952).

Den *N a c h t z u g* hat besonders LOWERY seit 1945 in den südlichen U.S.A. beobachtet; da bestimmte Arten im Frühjahr stets mit Rückenwind fliegen, fasst er diesen als einen Orientierungsreiz auf und nimmt an, dass eine bestimmte Wetterlage den Zug auslöst. Dagegen sah DINNENDAHL (1954) auf Helgoland in fünf Jahren 13 bei Nacht ziehende Arten weder auf Frühjahrs- noch auf Herbstzug eine bestimmte Windrichtung bevorzugen. Diese örtlichen Verhältnisse lassen sich jedoch nicht auf die gesamte Flugstrecke übertragen; auf einzelnen Zugabschnitten könnten auch verschiedene Orientierungsreize verwertet werden. In der Umgebung von Freiburg/Breisgau trafen in jedem Frühjahr von 1950-1955 bei klarem Strahlungswetter mit ausgedehnten nächtlichen Südwindlagen besonders viele Mönchs-, Dorn- und Gartengrasmücken, Haus-, Gartenrotschwänze u. a. ein.

Die ersten Versuche über die Nachtzugorientierung machte KRAMER 1949, 1950. In einem Rundkäfig mit seitlichen Ausblickmöglichkeiten zogen Neuntöter, Dorn- und Mönchsgrasmücke sowohl im Zimmer als auch im Freien gerichtet. Sie tendierten keineswegs in die natürliche Zugrichtung und wechselten die Richtung von einer zur anderen Nacht sowie mit jedem Ortswechsel des Versuchskäfigs. KRAMER machte hierfür z. B. eine dunkle Zimmerecke, die Hafenbeleuchtung oder Ausweichstereotypen mitverantwortlich. Ein am störungsfreien Ort aufgestellter Mönch hielt in vier Nächten jede Nacht eine andere Hauptzugrichtung zwischen OSO und SSW ein. Wenn KRAMER den Käfig schon vor der Abenddämmerung im Freien aufstellte, verbesserten sich die Richtungswahlen; so zogen eine Mönchsgrasmücke je eine Nacht nach SO und S und ein frisch eingefangener Mönch in einer Nacht nach S. Es scheint somit denkmöglich, dass der Mechanismus der Sonnenorientierung, den SAINT PAUL (1953) im Dressurversuch auch bei nachziehenden Arten, drei Sperbergrasmücken und einem Neuntöter nachweisen konnte, über Nacht weiterlief, so wie nach LINDAUERS (1954) Entdeckung einzelne Bienen in Dauertänzen auch zur Nacht oder am anderen Tage ohne erneuten Ausflug sich auf den genauen Sonnenstand beziehen.

In unseren Aufzuchten von Dorngrasmücken, *Sylvia communis* (SAUER 1954), konnten wir zunächst feststellen, dass die vom Ei

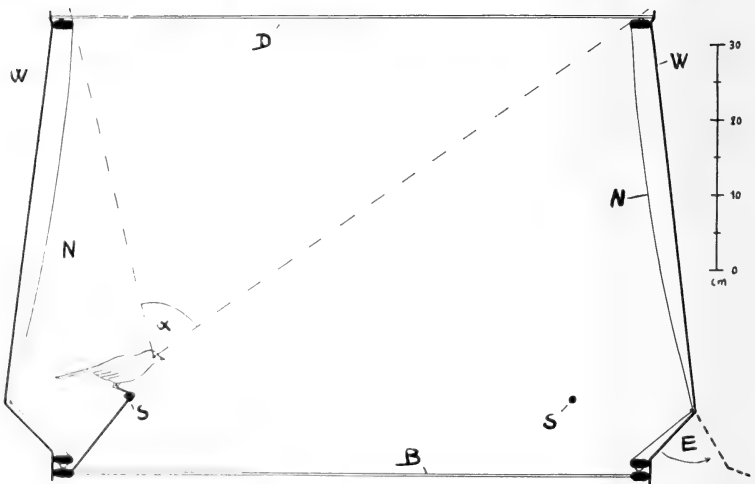


ABB. 1.

Versuchskäfig:

- a) Ansicht nach Wegnahme des Filzumhanges sowie der Wandverkleidung W; Gesamthöhe 1,13 m; Rundkäfig: Höhe 0,60 m, Durchmesser 0,90 m;
 b) Aufriss; α Ausblickswinkel, B Bodenscheibe, D Deckscheibe, E Einschlußfluke, N Netz, S Sitzring.

oder vom Nestlingsstadium an dauernd in schalldichten Kammern einzelisolierten Tiere in den gleichen Herbst- und Frühjahrsnächten wie ihre wildlebenden Artgenossen „zogen“, wenn auch zeitlich etwas verkürzt. Diese Vögel hatten nie den Himmel gesehen und

lebten in den gleichmässig temperierten, elektrisch beleuchteten Kammern bei künstlichem Wechsel von Tag und Nacht; zudem hatten sie während des ganzen Jahres uneingeschränkt gutes Futter. Dennoch zeigten sie wie die Wildlinge den gleichen Rhythmus von Zug- und Ruhephase.¹

Im Herbst 1954 begannen wir von August, bzw. September bis November Orientierungsversuche mit zugunerfahrenen acht Garten- (*Sylvia borin*) und drei Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*). Vier der Gartengrasmücken wuchsen vom 9. Lebenstage an in einem Zimmer mit zwei Nordfenstern auf, zwei Mönchsgrasmücken vom 9. Tage in einem Zimmer mit einem Westfenster. Diese Tiere durften häufig frei im Zimmer fliegen; die übrigen Vögel hielten wir optisch isoliert (s. u.).

Den handzahmen zugaktiven Vogel brachten wir in einem schwarzen Beutel nachts zum Versuchsort und setzten ihn durch die Einschlupfluke (E) des mit undurchsichtiger Krepp-Pappe allseits verkleideten, drehbaren Rundkäfigs (Abb. 1) auf dem mit der unteren Plexiglasplatte gesondert drehbaren Sitzring (S) ab. Im Gegensatz zu KRAMERS Käfig mit seitlicher Ausblicksmöglichkeit konnte in unserem der Vogel nur nach oben durch eine 3 mm dicke Plexiglasscheibe ausblicken, vom Sitzring aus etwa im Winkel von 68°. Den Ausblick begrenzt allseits gleichförmig der Innenrand des oberen Käfigringes. Damit nahmen wir dem Vogel die Sicht fehlweisender optischer Marken und störender Lichtreize, die im horizontnahen Bereich häufig sind.

Der Beobachter liegt für den Vogel unsichtbar, völlig verdunkelt unter der bis zum Boden mit einem Filzhang gegen Unterlicht abgeschirmten Versuchsanordnung, blickt durch den Plexiglasboden nach oben und dreht während des Versuches häufig den Käfig, den Sitzring und wechselt selbst seine Richtung. Ohne sich vorher zu orientieren, bezieht er seine Richtungsangaben auf eine mit jedem Versuch wechselnde Null-Linie, ein am Boden liegendes Brett, und meldet leise nach wechselnden Seiten dem Mitbeobachter die Zugrichtungen des von unten her beobachteten Vogels relativ zu ihr als Sektorenzahlen einer 45°-Winkeileinteilung auf der Unterseite der Bodenscheibe; die Ablesegenauigkeit beträgt etwa $\pm 5^\circ$. Nach den Versuchen rechneten wir die Richtungswerte

¹ Anm. bei der Korrektur: Gekäfigte einjährige Gartengrasmücken begannen im Frühjahr bei verspätet beendeter Vollmauser auch verspätet zu ziehen.

in Kompassgrade um. In den Diagrammen bezeichnet der volle Radius die am häufigsten beobachtete Zueinstellung; die Länge aller übrigen Vektoren geben die zugehörigen Zeiten in Prozentsen zur Gesamtzeit der Hauptrichtung an.

Der Vogel sieht nur den Himmel und bekundet seine Zugaktivität in intensivem Fliegen an Ort, d. h. er steht oder trippelt seitwärts auf dem Sitzring, den Körper horizontal geneigt, schwirrt heftig mit den ausgebreiteten Flügeln und dreht sich dabei fast ständig ein wenig nach links und rechts um seine Körperhochachse. Nur scheue Tiere fliegen mitunter, zielgerichtet vom Ring zur Wand oder von einer Wand zur anderen.

Wir registrierten das gesamte Verhalten; als Zugrichtungen werteten wir die deutlichen Mittelebenen, um die der Ziehende ein wenig hin und her dreht, und bei noch scheuen Tieren alle Flüge.

Jeder Versuch fand an einem neuen Ort statt im Garten des Zoologischen und auf den beiden verschieden hohen, 300 bzw. 450 m² grossen, flachen Dächern des Pharmazeutischen Instituts¹.

1. In s t e r n k l a r e r N a c h t, in der die Milchstrasse, die Sternbilder Leier, Schwan und Cassiopeja das Blickfeld beherrschen, halten die Tiere beider Arten unverkennbar eine Hauptrichtung ein, die am häufigsten, aber nicht starr befliegen wird. Zu Beginn des Versuches trippelt der ziehende Vogel in seine Hauptrichtung ein, hin und wieder aus ihr heraus, wählt sich für kurze Zeit eine neue Richtung und kehrt meist rasch, mitunter über Nord herum in die Hauptrichtung zurück. Während des Ziehens dreht er sich häufig ein wenig hin und her; der Drehwinkel der Körperlängsachse kann bis zu $\pm 5^\circ$ gross werden; er nimmt mit steigender Zugaktivität zuerst ab und wird bei sehr intensivem Ziehen wieder weiter.

Trotz jedes Wechsels des Versuchsortes, häufigen Drehens des Käfigs, des Sitzringes u.s.w. hält der Vogel die Hauptrichtung mit erstaunlicher Sicherheit fest. Es ist noch unbekannt, ob sein Drehen und kurzes Hin- und Hertrippeln um die Hauptrichtung eine aktive Orientierungsleistung, etwa ein Einpeilen oder ein Ausweichen vor der Käfigwand ist, die den zielgerichteten Abflug hemmt. Letzteres trifft gewiss für das rasche Trippeln im Kreise um 360° zu, das

¹ Herrn Prof. Dr. Dr. K. W. MERZ danken wir herzlich für die Erlaubnis, die Versuche auf den Dächern seines Institutes durchzuführen.

besonders aus stark angestiegener Zugaktivität resultiert; es lässt sich als ein „übersprunghaftes“ Abreagieren der angestauten Flugenergie erklären.

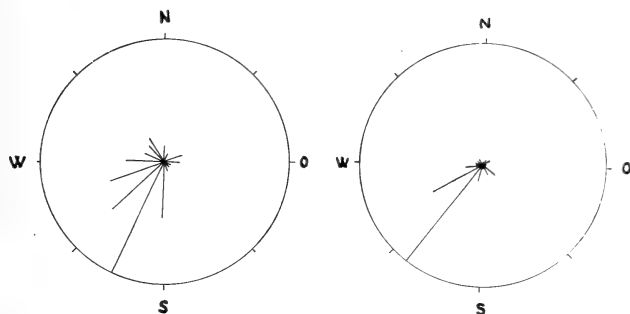


Abb. 2.

Vektorendiagramm; sternklare Nacht:

- a) Gartengrasmücke Blau, 31.VIII.54, 22.30-0.40.
b) Mönchsgrasmücke Blaurot, 18.X.54, 20.30-22.40.

Für die Garten- und Mönchsgrasmücken ist zu verschiedenen Nachtzeiten die Hauptrichtung stets gleicherweise SSW bis SW (Abb. 2 a u. b), das heisst die natürliche Zugrichtung beider Arten.

Die Zusammenfassung sämtlicher Versuche während des Herbstzuges bei sternklarem Himmel stimmt mit dem Einzelversuch überein, die Vögel ziehen vorwiegend nach SSW bis SW (Beispiel für ein Versuchstier: Abb. 3); die Richtungstendenzen bei abklingendem Zugtrieb seien hier nicht besprochen.

Um zu prüfen, ob der Anblick des Himmels bei Tag und Nacht vor der Zugzeit und vor dem Versuch die Orientierungsleistung verändern könnte oder nicht, hielten wir die vier anderen Gartengrasmücken und

den einen Mönch vom ersten Lebenstag an in denselben Räumen ohne Ausblicksmöglichkeiten auf den Himmel, bei elektrischer

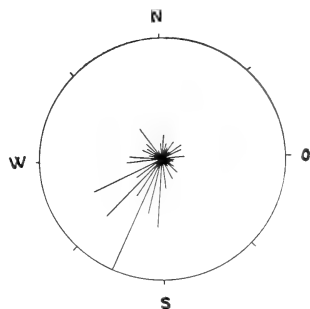


Abb. 3.

Zusammenfassung der Zugversuche von Gartengrasmücke Blau bei sternklarer Nacht: 31.VIII.54, 22.30-0.40; 4.IX., 0.15-1.15; 21.IX., 20.55-21.55; 25.IX., 22.15-23.00; 18.X., 23.15-23.50.

Tagesbeleuchtung und willkürlich verändertem Tag-Nacht-Rhythmus.

Auch diese Tiere zogen im Rundkäfig genau so gerichtet nach SSW bis SW (Abb. 4); nur pendelten sie träger um die Hauptrichtung als die Nichtisolierten (Abb. 2 a, b).

Also finden auch Garten- und Mönchsgrasmücken, die in den Rundkäfig eingesetzt zum ersten Mal in ihrem Leben den klaren Nachthimmel erblicken, sogleich ihre natürliche Zugrichtung.

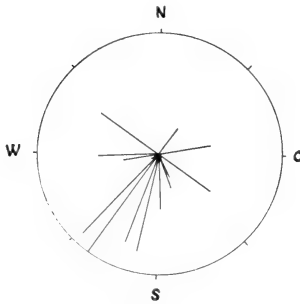


ABB. 4.

Erster Zugversuch mit der optisch isolierten Gartengrasmücke Grün-gelb bei sternerer Nacht, 3.IX.54, 21.25-23.10. Die beiden Vektorenpaare in die Richtungen 125° — 305° und 80° — 260° (268°) zeigen deutlich das anfänglich scheue Hin- und Herfliegen in eine noch zufällig gewählte Richtung und Gegenrichtung.

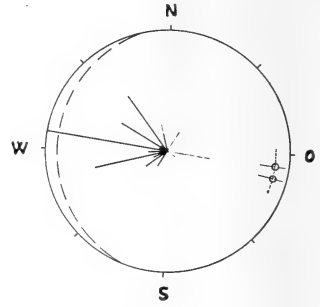


ABB. 5.

Einfluss des Mondlichtes: Richtungstendenz — zur mondbeschienenen Wandfläche (von 200° — 346° , Zentrum bei 278°), zum sichtbaren Mond (Azimutweg von $96,8^{\circ}$ — 103°); Mönchsgrasmücke Blaurot, 13.X.54, 21.00-22.00.

2. Mondschein und helle Sternschnuppen stören die Zugorientierung. Sobald das Licht des tiefstehenden vollen oder nahezu vollen Mondes auf die Innenwand des Käfigs scheint, wendet sich die ziehende Garten- und Mönchsgrasmücke aus ihrer südwestlichen Zugrichtung heraus und der mondbeschienenen Wandfläche zu; der Vogel pendelt sich in die Hauptrichtung zur hellsten Wandstelle ein. Wenn dann später der höhergestiegene Mond selbst über dem oberen Käfigrand sichtbar wird, wendet die Grasmücke nach kurzem Widerstreit zwischen dem Lichtschein an der Wand und dem Mond um 180° und zieht direkt auf den Mond zu (Abb. 5) ².

² Herrn Prof. Dr. A. BOHRMANN von der Landessternwarte Heidelberg danken wir sehr für das Berechnen von Mondazimuten.

In KRAMERS (1949) seitlich blickfreiem Käfig dagegen beeinflusste der Mond die Zugrichtung nicht.

Beim Fall heller Sternschnuppen kann die Grasmücke entweder erschrocken ihren Zug unterbrechen, oder sie gibt sofort die südwestliche Zugrichtung auf und zieht für kurze Zeit in der Richtung weiter, in der die Sternschnuppe verschwand; z. B. löste eine nordwärts fallende Sternschnuppe 30" lang Nordzug aus.

3. Mit aufkommender Bewölkung werden beide Arten richtungsunsicher; bei vollständig, dicht bedecktem Himmel sind sie völlig desorientiert und ziehen in sämtliche Richtungen rund um 360°, ohne eine zu bevorzugen (das Diagramm gleicht Abb. 6). Mitunter erlischt hierbei die Zugaktivität; z. B. kam während eines Versuches eine Mönchsgrasmücke immer bei zunehmender Bewölkung zur Ruhe und begann, sowie es aufklarte, wieder zu ziehen.

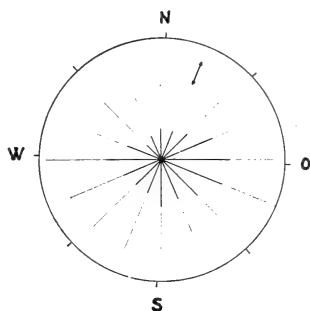


ABB. 6.

Kontrollversuch mit Gartengrasmücke Blau am 19.IX.54, 21.03.22.20; — polarisiertes Licht (↔ Schwingungsrichtung), diffuses Licht.

Diese völlige Desorientiertheit bei wolkenverhangenem Himmel belegt, dass die Versuchsanordnung selbst keine richtenden Reize bietet, und die natürliche Zugrichtung unter den Versuchsbedingungen nur bei klarer Nacht gehalten wird. Ob etwa Sternennazimute den Zug steuern, wissen wir noch nicht; auch andere als sichtbare Reize könnten vom Vogel wahrgenommen werden (vgl. KRAMER 1951 b).

4. Auch Kontrollversuche in verschiedenen, total verdunkelten Räumen des Zoologischen Instituts zeigten, dass im Käfig jegliche Ersatzreize fehlen, die ein Orientiertsein vortäuschen könnten. Bei diffusem Licht ohne bevorzugte Schwingungsrichtung und bei polarisiertem Licht, deren Helligkeiten derjenigen unter klarem Nachthimmel entsprachen, stellten sich die ziehenden Garten- und Mönchsgrasmücken wie bei dicht bewölktem Himmel gleich häufig in alle möglichen Richtungen ein, gleichgültig ob nur diffuses oder nur polarisiertes oder beides abwechselnd in einem Versuch geboten wurde (Abb. 6). Fällt das Licht von der Seite ein, so orientieren sich die Vögel wie beim Mond positiv phototaktisch.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Erstziehende Garten- und Mönchsgrasmücken wählten im Rundkäfig, der ihnen jegliche Sicht von richtenden Landmarken versagte und nur etwa 68° Ausblick nach oben frei liess, zur Zeit des Herbstzuges in klaren Sternennächten die natürliche Zugrichtung SSW bis SW, gleichgültig, ob sie zuvor den Himmel bei Tag und Nacht hatten sehen können oder nicht. Die spezifischen Orientierungsreize sind noch unbekannt.

2. Bei Mondschein geben die Vögel die natürliche Zugrichtung auf und werden positiv phototaktisch.

3. Ebenso fliegen sie kurze Zeit in Richtung des Falles heller Sternschnuppen oder unterbrechen erschrocken ihren Zug.

4. Bei aufkommender Bewölkung wird der ziehende Vogel unsicher, ist bei vollständig bedecktem Himmel völlig desorientiert und geht dabei vielfach zur Ruhe.

5. Im Dunkelmzimmer ohne Himmelssicht sind beide Arten bei diffusem und streng polarisiertem Licht völlig desorientiert, seitlich einfallendem Licht wenden sie sich zu.

LITERATUR

- DINNENDAHL, L. 1954. *Nächtlicher Zug und Windrichtung auf Helgoland*. Vogelwarte 17: 188-194.
- DROST, R. 1951. *Study of Bird Migration 1938-1950*. Proc. Xth Intern. Ornith. Congress Uppsala 1950, 216-240.
- KRAMER, G. 1949. *Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel*. Ornithol. als biol. Wissenschaft (Festschrift E. Stresemann), Heidelberg, 269-283.
1950. *Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel*. Naturwissenschaften 37: 188.
- 1951a. *Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit erzielten Ergebnisse*. Proc. Xth Intern. Ornith. Congress Uppsala 1950, 269-280.
- 1951b. *Versuche zur Wahrnehmung von Ultrakurzwellen durch Vögel*. Vogelwarte 16: 55-59.
- 1952a. *Die Sonnenorientierung der Vögel*. Verhandl. d. Deutsch. Zoologischen Gesellschaft in Freiburg 1952, 72-84.
- 1952b. *Experiments on Bird Orientation*. Ibis 94: 265-285.

- KRAMER, G. 1954. *Die Sonnenorientierung der Vögel*. Vortrag beim XI. Internat. Ornithologenkongress in Basel 1954.
- & SAINT PAUL, U. v. 1950. *Stare (Sturnus vulgaris L.) lassen sich auf Himmelsrichtungen dressieren*. Naturwiss. 37: 526-527.
- LINDAUER, M. 1954. *Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn*. Naturwiss. 41: 506-507.
- LOWERY, G. H. 1951. *A quantitative study of nocturnal migration of birds*. Univ. Kansas Publ. 3: 361-472.
- MATTHEWS, G. V. T. 1951. *The sensory basis of bird navigation*. Journ. Inst. Navigation IV: 260-275.
- 1952. *An investigation of homing ability in two species of gulls*. Ibis 94: 243-264.
- RÜPPELL, W. 1935. *Heimfindeversuche mit Staren 1934*. J. f. O. 83: 462-524.
- 1936. *Heimfindeversuche mit Staren und Schwalben 1935*. J. f. O. 84: 180-198.
- 1937. *Heimfindeversuche mit Staren, Rauchschwalben, Wendehalsen, Rotrückengewürgern und Habichten (1936)*. J. f. O. 85: 120-135.
- 1942. *Heimfinden ostbaltischer Nebelkrähen nach Verfrachtung während des Frühjahrsdurchzuges am Kurischen Haff*. J. f. O. 90.
- 1944. *Versuche über Heimfinden ziehender Nebelkrähen nach Verfrachtung*. J. f. O. 92: 106-132.
- SAINT PAUL, U. v. 1953. *Nachweis der Sonnenorientierung bei nächtlich ziehenden Vögeln*. Behaviour VI: 1-7.
- SAUER, F. 1954. *Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (Sylvia c. communis, Latham) im Vergleich mit später isolierten und mit wildlebenden Artgenossen*. Z. f. Tierpsych. 11: 10-93.
- SCHÜZ, E. 1938. *Auflassung ostpreussischer Jungstörche in England 1936*. Vogelzug 9: 65-70.
- 1949. *Die Spät-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in Westdeutschland 1933*. Vogelwarte 15: 63-78.
- 1950. *Früh-Auflassung ostpreussischer Jungstörche in West-Deutschland durch die Vogelwarte Rossitten 1933-1936*. Bonner Zoologische Beiträge 1: 239-253.
- 1951. *Überblick über die Orientierungsversuche der Vogelwarte Rossitten (jetzt: Vogelwarte Radolfzell)*. Proc. Xth Intern. Ornith. Congress Uppsala 1950, 249-268.
- 1952. *Vom Vogelzug*. Grundriss der Vogelzugskunde. Frankfurt.
-

N^o 13. **R. Weber**, Bern und **E. J. Boell**, New Haven. —
Über die Cytochromoxydaseaktivität der Mitochondrien von frühen Entwicklungsstadien des Krallenfrosches (*Xenopus laevis* Daud.). (Mit 3 Textabbildungen).
(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern und dem Osborn Zoological Laboratory Yale University).

1. EINLEITUNG.

Gewebezellen können mechanisch so zerkleinert werden, dass die verschiedenen Zellbestandteile erhalten bleiben. Solche in „physiologischen Medien“ suspendierte Gewebe- bzw. Zellhomogenate lassen sich durch „differentielle Zentrifugierung“ in relativ reine Fraktionen von Zellkernen, Mitochondrien und submikroskopischen Cytoplasmapartikeln zerlegen. Diese Methode gestattet, die chemische Beschaffenheit von Zellstrukturen direkt zu erfassen und ihre Funktionen im Zellgefüge experimentell zu erschliessen.

Bei den bisher am besten untersuchten Geweben von adulten Säugetieren zeichnet sich die Fraktion der grossen Cytoplasmapartikel, der Mitochondrien, gegenüber denen von anderen Zellbestandteilen durch ihren Reichtum an Fermenten aus (siehe z. B. SCHNEIDER 1953, LANG & SIEBERT 1954). Diese Strukturen enthalten u. a. die Fermentsysteme der biologischen Oxydation (z. B. Cytochromoxydase, Succinodehydrase) und diejenigen, welche zur Bildung der energiereichen Phosphatverbindungen notwendig sind. Damit ist bereits die zentrale Bedeutung der Mitochondrien im Stoffwechsel von differenzierten Gewebezellen angedeutet.

Weniger bekannt hingegen ist die Verteilung dieser wichtigen Fermente in embryonalen Zellen. Cytochromoxydase wird einerseits als an Granula gebunden erwähnt (RECKNAGEL 1950) und andererseits aber auch als im Cytoplasma gelöst vermutet (DEUTSCH & GUSTAFSON 1952). Da zur Deutung entwicklungsphysiologischer Befunde in vermehrter Masse die Frage nach der Bedeutung der

¹ Diese Arbeit wurde ausgeführt mit Unterstützung der „Janggen-Pöhnung“ (RW) sowie eines „Fulbright-Forschungs-Stipendiums“ (EJB).

physiologisch aktiven Cytoplasmapartikel aufgeworfen wurde (LEHMANN & WAHLI 1954, GUSTAFSON & HASSELBERG 1951), zeichnet sich das Problem der biochemischen Eigenschaften dieser Strukturen in embryonalen Zellen immer deutlicher ab.

Im folgenden werden einige quantitative Befunde über das Vorkommen der Cytochromoxydase sowie ihre Beziehung zu den Mitochondrien im Laufe der Entwicklung des Krallenfrosches (*Xenopus laevis* Daud.) mitgeteilt. Es sollte zunächst die Frage abgeklärt werden, ob dieses Ferment in embryonalen Zellen an bestimmte Strukturen gebunden oder in gelöster Form vorkommt. Ferner war zu untersuchen, in welcher Weise die im Laufe der Embryonalentwicklung beobachtete Zunahme der Fermentaktivität (BOELL 1948) mit der Vermehrung der Mitochondrienpopulation verknüpft ist.

2. ERGEBNISSE UND DISKUSSION.¹

2.1. Die Verteilung der Cytochromoxydase im unbefruchteten Ei: Aus Homogenaten von Ovarialeiern konnte ohne weiteres nach Abtrennung der Dotter- und Pigmentgranula eine Mitochondrienfraktion auszentrifugiert werden. Bei der Betrachtung im Phasenkontrastmikroskop findet man in dieser Suspension zahlreiche, sich rasch bewegende Granula. In Abbildung 1 sind ein paar typische Formen von Mitochondrien aus elektronenmikroskopischen Aufnahmen² zusammengestellt. Man erkennt, dass es sich dabei um eine morphologisch einheitliche Partikelpopulation (0,5—1,5 μ) handelt.

Die Aktivität der Cytochromoxydase wurde manometrisch mit Hilfe des „Cartesianischen Tauchers“ bestimmt, wobei die Intensität der Oxydation — gemessen als O_2 -Aufnahme/Zeiteinheit — eines bekannten Substrates (*p*-Phenylendiamin 0,04 m + Cytochrom *c* 5×10^{-4} m: Endkonzentrationen) ein Mass für den Fermentgehalt der untersuchten Partikelfraktion darstellt.

Aus Tabelle 1 ist zu entnehmen, dass die relative Cytochromoxydaseaktivität der Mitochondrien alle andern Fraktionen

¹ Einzelheiten über die Versuchstechnik, siehe BOELL & WEBER (1955)

² Die EM-Aufnahmen wurden im Chemischen Institut der Universität Bern mit dem Trüb-Tauber Elektronenmikroskop gemacht. Wir danken Frau Y. Roulet für ihre Hilfe.

um ein Mehrfaches übertrifft. Die Pigmentgranula und auch die submikroskopischen Partikel weisen geringe Anteile auf, die sich ohne weiteres als Verunreinigungen durch mitgeschleppte Mitochondrien erklären lassen. Da in der Mitochondrienfraktion allein nur 60% der Aktivität des Totalhomogenates gemessen wurden, könnte man vermuten, dass ein beträchtlicher Anteil des

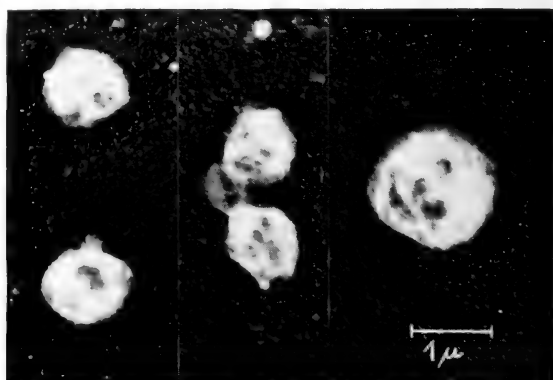


ABB. 1.

Mitochondrien aus unbefruchteten Eiern.

Suspendiert in 0,28 m Saccharose + 0,012 m Phosphatpuffer pH=7,4 + 10^{-4} m Komplexon III, fixiert mit 2% Osmiumtetroxyd. Gold-manganin beschattet (1: 4).

TABELLE 1.

Verteilung von Stickstoff und Cytochromoxydase im unbefruchteten Ei.

Fraktion	Gesamt-N		Cytochromoxydase		
	μg	%	sp. Akt. 1	Total 2	%
Homogenat . . .	35.60	(100)	112	3950	(100)
Dotter	24.40	68	—	—	—
Pigment	1.14	3.2	228	260	6
Mitochondrien . .	2.10	5.9	1120	2350	60
Mikros.-Hyalopl. .	4.75	13.3	58	275	7
Waschmedium . .	2.65	7.4	—	—	—
Total	35.04	97.8	—	2885	73

1) 10^{-3} μl O₂ h μg N (= spezifische Aktivität).

2) 10^{-3} μl O₂ h (= Totalaktivität).

Fermentes ausserhalb der Mitochondrien vorkommt. Wir glauben jedoch diese Möglichkeit ausschliessen zu dürfen; denn immer fanden wir für Partikelfractionen ohne Mitochondrien keine grösseren Anteile als 7% der Totalaktivität. Ferner ist noch das Defizit von 27% zu erörtern, das resultiert, wenn man die Summe

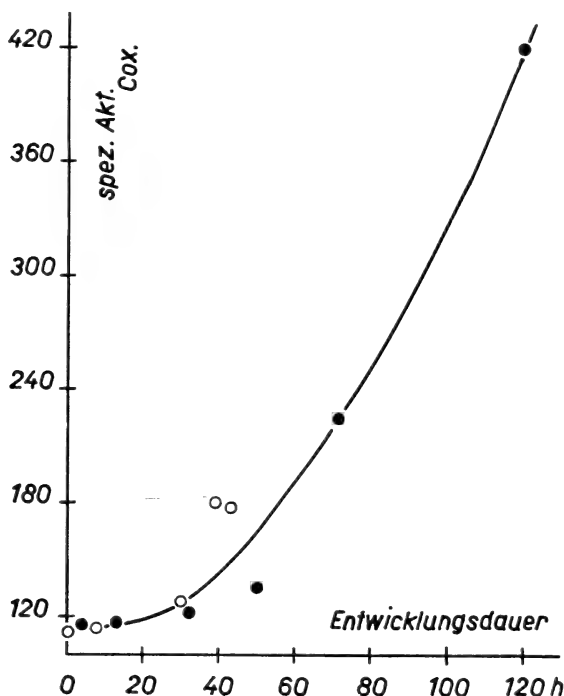


ABB. 2.

Cytochromoxydaseaktivität in Totalhomogenaten von Entwicklungsstadien

Die Ordinate gibt die spezifische Aktivität ($\times 10^{-3} \mu\text{l O}_2/\text{h } \mu\text{g N}$), die Abszisse die Entwicklungsdauer in h bei 18° C. ● und ○ bedeuten Stadien von zwei verschiedenen Gelegen.

der Fraktionen mit der Aktivität des Totalhomogenats (100%) vergleicht. Dafür können Faktoren stofflicher Art verantwortlich gemacht werden, die nur im Totalhomogenat, nicht aber in den isolierten Fraktionen, synergistische Wirkungen (erhöhte Aktivität) entfalten oder aber, wie ein Blick auf die Stickstoffbilanz zeigt, der Verlust an Mitochondrien während der Fraktionierung.

Wir kommen somit zum Ergebnis, dass die Cytochromoxydase schon im unbefruchteten Ei an 0,5—ca. 1,5 μ grosse Granula gebunden ist; diese müssen auf Grund von morphologischen Kriterien als Mitochondrien bezeichnet werden. Zu ähnlichen Folgerungen gelangte RECKNAGEL (l. c.) für Ovarialeier von *Rana pipiens*. In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, dass Succinodehydrase bei geringerer Aktivität ein qualitativ gleiches Verhalten zeigt, hingegen Proteinase ($pH = 4,8$) zu ca. 80% im Cytoplasma gelöst vorkommt.

2.2. Die Cytochromoxydaseaktivität in Mitochondrien von Entwicklungsstadien: In diesen Versuchen wurden jeweils nur die Aktivitäten von Totalhomogenaten und den entsprechenden Mitochondrienfraktionen verglichen; sie umfassen Embryonalstadien sowie Junglarven vor der Aufnahme von Nahrung. Im Durchschnitt ergaben diese Mitochondrien eine höhere Aktivität als die von unbefruchteten Eiern, nämlich ca. 70% der für das Totalhomogenat gemessenen Aktivität.

In Abbildung 2 ist die Cytochromoxydaseaktivität/ μg Stickstoff (spezifische Aktivität) in Abhängigkeit von der Entwicklungsdauer der Stadien (18° C) aufgetragen. Während der untersuchten Entwicklungsperiode ändert sich der Stickstoffgehalt der Keime bzw. Junglarven kaum, da in dieser Phase des „embryonalen Wachstums“ nur Dottersubstanz in aktives Cytoplasma übergeführt wird. Dieser Vorgang kommt nun auch in der Zunahme der Cytochromoxydaseaktivität zum Ausdruck, wobei zu beachten ist, dass die entsprechende Kurve angenähert exponentiell ansteigt. Dieses Verhalten stimmt überein mit Befunden an *Amblystoma punctatum* (BOELL l. c.), steht jedoch im Gegensatz zu den Ergebnissen von SPIEGELMAN & STEINBACH (1945), die für *Rana pipiens* eine unveränderte Cytochromoxydaseaktivität während der Entwicklung beschrieben.

Betrachtet man nun die Mitochondrien als uniforme Struktureinheiten mit konstanten Gehalt an Cytochromoxydase, so wäre die angenähert exponentiell verlaufende Aktivitätszunahme einfach dadurch zu erklären, dass die Fermentträger (Mitochondrien) mit gleichbleibender Vermehrungsrate an Zahl zunehmen. Aus dem anfänglich flachen Verlauf der Kurve (Abb. 2) geht jedoch deutlich

hervor, dass die Vermehrungsrate der Mitochondrien kleiner ist als die Zellteilungsrate. In der Frühentwicklung (Furchung) ist daher eine Abnahme der Mitochondrien/Zelle zu erwarten.

Entgegen unserer Erwartung eines konstanten Fermentgehaltes in der Mitochondrienpopulation fanden wir, wie Abbildung 3 zeigt, dass sich die spezifische Aktivität der Mitochondrien im Verlaufe der Entwicklung erheblich verändert, indem der relative

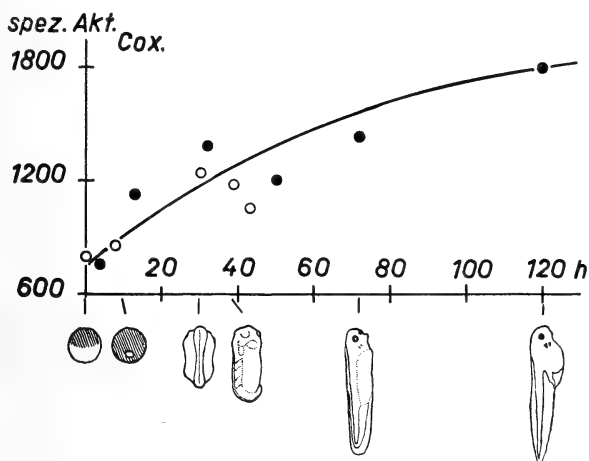


Abb. 3.

Cytochromoxydaseaktivität der Mitochondrienfraktion von Entwicklungsstadien.
Siehe Erklärung in Abb. 2.

Anteil an aktivem Ferment in der Mitochondrienpopulation allmählich zunimmt.

Dieses Ergebnis erlaubt eine weitergehende Deutung der in Abbildung 2 dargestellten Aktivitätszunahme in Totalhomogenaten und zwar in dem Sinne, dass mit einer Vermehrung der Mitochondriensubstanz auch noch eine „Differenzierung“ dieser Partikelpopulation, die sich als relative Zunahme des katalytisch aktiven Anteils äussert, einhergeht.

Wir möchten mit allem Nachdruck darauf hinweisen, dass wir die Frage, worauf dieser „Differenzierungsvorgang“ zurückzuführen ist, noch offen lassen müssen. Trotzdem möchten wir aber noch andeuten, welche Möglichkeiten für eine Erklärung dieser Erscheinung in Frage kommen könnten: 1. Könnte es sich einfach

darum handeln, dass im Laufe der Entwicklung bei konstantem Fermentanteil inerte Stickstoff aus der Mitochondrienfraktion verschwindet. Dagegen sprechen aber die hochgradige Konstanz der N-Werte besonders der frühen Stadien (Tabelle 2). 2. Auch Verschiebungen in der relativen Zusammensetzung der Mitochondrienpopulation, bedingt durch differentielles Wachstum der embryonalen Gewebe, könnten zu einem Überwiegen von Mitochondrien mit hoher spezifischer Aktivität führen. 3. Besteht die Möglichkeit, dass eine ursprünglich homogene Mitochondrienpopulation eine Art „Reifungsphase“ durchläuft, wobei in diesen Struktureinheiten selbst katalytisch inaktives Protein in Cytochromoxydase übergeführt wird.

TABELLE 2.
Stickstoff-Gehalt der Mitochondrienfraktion für Entwicklungsstadien.

Alter 18° C	N-Gehalt/Keim bzw. Larve (Durchschnittswerte)	
	µg N	% des Total-N
Unbefruchtet . .	2.2	6.0
4—30 h	3.0	6.5
32—50 h	3.1	6.3
72 h	3.7	8.5
120 h	4.8	12.0

3. Schlussbetrachtung.

Wir können unsere Ergebnisse dahin zusammenfassen, dass im unbefruchteten Ei und in den Entwicklungsstadien bis zur Junglarve (vor Beginn der Futteraufnahme) von *Xenopus* die Cytochromoxydase an morphologisch definierte Granula, die Mitochondrien, gebunden ist. Es entsprechen also diese embryonalen bzw. erst in Differenzierung begriffenen Gewebe in dieser Hinsicht denjenigen von adulten Säugetieren (SCHNEIDER l. c., LANG & SIEBERT l. c.). Dass Cytochromoxydase im Hyaloplasma gelöst vorkommt, wie es DEUTSCH & GUSTAFSON (l. c.) für Frühstadien von Seeigelkeimen annehmen, ist jedenfalls für *Xenopus* auszuschließen.

Die im Verlaufe der Entwicklung beobachtete Zunahme der Cytochromoxydaseaktivität resultiert teils aus der Vermehrung der Mitochondrienpopulation, teils aber auch aus einer „Differenzierung“ derselben im Sinne einer relativen Zunahme der katalytisch aktiven Substanz. Obwohl die Bedingtheit dieses Differenzierungsvorganges noch unbekannt ist, so glauben wir doch ein gutes Argument dafür zu besitzen, dass den Mitochondrien, vom cytochemischen Standpunkt aus betrachtet, eine „Reifungsphase“ eigen ist. Dass diese Phase gerade mit den für die Frühentwicklung charakteristischen intensiven Stoffumwandlungen zusammenfällt, ermutigt zu weiteren Experimenten, um die möglichen Zusammenhänge aufzuklären.

Diese Arbeit wurde am Carlsberg Laboratorium in Kopenhagen ausgeführt. Wir möchten Herrn Prof. K. LINDERSTRÖM-LANG und Herrn Dr. HEINZ HOLTER herzlich danken für ihr Interesse an unseren Untersuchungen und auch dafür, dass uns alle Hilfsmittel des Laboratoriums zur Verfügung gestellt wurden.

Summary.

Results are presented on the occurrence of cytochrome oxidase in homogenates and isolated mitochondria of developing stages of *Xenopus laevis*. Cytochrome oxidase activity increases in successive stages throughout the prefeeding period of development. At all stages tested, the enzyme is concentrated in the mitochondria fraction of the homogenates. During development, the specific activity of the mitochondrial fraction (on a protein nitrogen base) shows a substantial increase.

LITERATUR

- BOELL, E. J. 1948. *Biochemical differentiation during amphibian development*. Ann. N. Y. Acad. Sci. 49: 773.
- & R. WEBER. 1955. *Cytochrome oxidase activity in mitochondria during amphibian development*. Exper. Cell. Res. (im Druck).
- DEUTSCH, H. & T. GUSTAFSON. 1952. *The changes in catalase and cytochrome oxidase activity in developing sea urchin eggs*. Arkiv Kemi 4: 221.
- GUSTAFSON, T. & I. HASSELBERG. 1951. *Studies on enzymes in the developing sea urchin egg*. Exper. Cell Res. 2: 642.

- LANG, K. & G. SIEBERT. 1954. *Die chemischen Leistungen der morphologischen Zellelemente*. In „Physiologische Chemie“ (B. FLASCHENTRÄGER & E. LEHNARTZ), II, 1064, Berlin, Göttingen und Heidelberg.
- LEHMANN, F. E. & H. R. WAHLI. 1954. *Histochemische und elektronenmikroskopische Unterschiede im Cytoplasma der beiden Somatoblasten des Tubifexkeimes*. Z. Zellforsch. 39: 618.
- RECKNAGEL, R. O. 1950. *Localisation of cytochrome oxidase on the mitochondria in the frog egg*. J. cell. and comp. Physiol. 35: 411.
- SCHNEIDER, W. C. 1953. *Biochemical constitution of mammalian mitochondria*. J. Histochem. and Cytochem. 1: 212.
- SPIEGELMAN, S. & H. B. STEINBACH. 1945. *Substrate-enzyme orientation during embryonic development*. Biol. Bull. 88: 254.
-

N° 14. **Th. Lender**, Strasbourg. — Mise en évidence et propriétés de l'organisine de la régénération des yeux chez la Planaire *Polycelis nigra*.

(Laboratoire de Zoologie et d'Embryologie expérimentale de la Faculté des Sciences de Strasbourg et du C.N.R.S., directeur M. Et. WOLFF).

Depuis les travaux de SANTOS (1929-1931), nous savons que des phénomènes d'induction interviennent dans la régénération du pharynx des planaires. Or l'étude des conditions de la régénération des yeux de la planaire *Polycelis nigra* a permis, à Et. Wolff et à moi-même, de mettre en évidence une autre activité inductrice (WOLFF et LENDER 1950). Nous avons montré, en effet, que le cerveau induisait à distance la régénération des yeux de *Polycelis nigra*. Les expériences faites pour préciser la nature de cette induction (LENDER 1952) ont suggéré l'hypothèse que le cerveau devait sécréter des substances chimiques, des organisines, capables de provoquer à distance la différenciation des ocelles. C'est la vérification de cette hypothèse qui m'a amené à faire les recherches suivantes.

1. MISE EN ÉVIDENCE DE L'ORGANISINE DANS LES BROYATS.

Chez *Polycelis nigra*, à la température de 18°, les yeux excisés se régénèrent vers le 7^e jour. Cette régénération ne se fait pas en l'absence du cerveau. Si l'activité inductrice de cet organe est liée à une substance chimique, on peut penser retrouver cette substance dans des broyats de têtes de planaires. Le broyat est obtenu en hachant finement certaines régions du corps (région antérieure, région pharyngienne ou région postpharyngienne). 4 polycelis sont élevées dans 10 cm³ d'eau en présence du broyat fait à partir de 10 à 14 planaires. On excise en même temps le cerveau et les 10 derniers yeux latéraux. On renouvelle le broyat tous les deux jours en même temps qu'on excise le blastème du cerveau en régénération. A la fin de l'expérience on contrôle sur les coupes histologiques l'absence de régénération du cerveau. Les planaires utilisées comme témoins sont opérées de la même manière, mais élevées à 4 dans 10 cm³ d'eau en l'absence de broyats. Quand la régénération des yeux a été constatée, les coupes histologiques ont toujours montré la présence d'un cerveau ancien ou régénéré, d'au moins 100μ de long. Dans une première série expérimentale (LENDER 1954a), on utilise un broyat de têtes. La régénération des yeux excisés débute entre le 7^e et le 8^e jour sous l'influence des broyats chez 27 individus sur 28 (93%).

Dans une deuxième série d'expériences, on utilise un broyat de régions pharyngiennes. Deux sur 17 planaires en expérience, c'est-à-dire 11%, régénèrent les yeux excisés dans le délai normal sous l'influence des broyats.

Enfin dans une troisième série expérimentale on utilise un broyat de régions caudales. Trois sur 29 des planaires, c'est-à-dire 10%, différencient des ocelles sous l'influence des broyats.

Nous avons donc la preuve que l'organisine de la régénération des yeux est une substance chimique présente dans les broyats. Tout le corps de la planaire la contient; mais, dans les conditions normales, la concentration efficiente de la substance n'est atteinte que dans la région antérieure du corps, qui contient le cerveau.

2. L'ORGANISINE N'EST PAS NÉCESSAIRE PENDANT TOUTE LA DURÉE DE LA RÉGÉNÉRATION DES YEUX.

Dans les expériences précédentes les planaires étaient en contact avec les broyats de têtes pendant toute la durée de la régénération des yeux. Mais celle-ci est peut-être encore possible, même si le temps de contact est plus bref.

On laisse les planaires, à cerveau et yeux latéraux excisés, en contact avec les broyats pendant les 4 premiers jours de l'expérience. Dix-huit planaires sur 23 (c'est-à-dire 78%) régénèrent les yeux, vers le 7^e jour, sous l'influence de l'organisine des broyats. Si le contact est réduit aux deux premiers jours, 4 planaires sur 17 (c'est-à-dire 23%) régénèrent les yeux sous l'influence des broyats. Treize planaires sur 24 (c'est-à-dire 54%) différencient des ocelles si on laisse agir les broyats pendant le 3^e et le 4^e jour (LENDER 1954b).

Les organisines sont donc nécessaires pendant les 4 premiers jours de la régénération, mais les conditions optima sont réalisées vers le 3^e et le 4^e jour, sans doute au moment où les néoblastes, ayant colonisé le bord excisé, sont aptes à réagir à l'action inductrice.

L'expérience peut aussi être faite en ne laissant agir les broyats de têtes que pendant un jour sur deux. Dans une première série expérimentale, le broyat est ajouté au moment de l'excision du cerveau. Les planaires sont sous l'influence de l'organisine le 1^{er}, 3^e et 5^e jour de la régénération des yeux. Seize individus sur 24 (c'est-à-dire 70%) régénèrent les ocelles. Dans ces expériences l'organisine peut sûrement pénétrer dans la planaire par la blessure.

Dans une deuxième série expérimentale, le broyat est ajouté le lendemain de l'excision du cerveau. Les planaires en expérience sont sous l'influence de l'organisine pendant le 2^e, 4^e et 6^e jour de la régénération des yeux. Dix-huit individus sur 24 (c'est-à-dire 75%) régénèrent les ocelles. Dans ce cas la blessure est en général cicatrisée quand on ajoute le broyat. L'organisine doit donc aussi pénétrer dans le corps, soit par l'appareil digestif, soit directement par la peau.

Étudions maintenant les propriétés de l'organisine présente dans les broyats.

3. INFLUENCE DE LA CHALEUR SUR L'ORGANISINE.

L'action de la chaleur sur l'organisine a été étudiée en élevant les *Polycelis*, après l'excision du cerveau et des yeux latéraux, en présence de broyats de têtes chauffés à 60° ou 100° pendant 2 minutes.

En présence des broyats chauffés à 60°, 23 individus sur 27 (85%) régénèrent les yeux sous l'influence de l'organisine, bien qu'on constate un léger retard dans l'apparition des ocelles (jusqu'à 3 jours). Les cellules des broyats ont été tuées sans que la substance inductrice soit devenue inactive. Si le broyat est chauffé à 100° pendant 2 minutes, 7 planaires seulement sur 23 (c'est-à-dire 26%) régénèrent les ocelles entre le 7^e et le 8^e jour sous l'influence de l'inducteur.

L'organisine semble donc présenter une certaine thermolabilité, le pouvoir inducteur devient très faible vers 100°.

4. INFLUENCE DE L'ALCOOL ET DE LA DESSICCATION SUR L'ORGANISINE.

On peut encore tuer les cellules des broyats de têtes avec de l'alcool à 70°. On laisse complètement évaporer le liquide. Les animaux en expérience, après l'excision du cerveau et des yeux latéraux, sont élevés en présence des broyats ainsi traités. Douze individus sur 20 (c'est-à-dire 60%) régénèrent les yeux entre le 7^e et le 9^e jour sous l'influence des broyats.

L'organisine n'est donc détruite ni par la dessiccation, ni par l'alcool à 70°.

5. LA NON-SPÉCIFICITÉ ZOOLOGIQUE DE L'ORGANISINE.

Les expériences de greffes (LENDER 1952) avaient montré que le cerveau de *Dugesia lugubris* induisait aussi la régénération des yeux dans un implant de bord oculé de *Polycelis nigra*. L'organisine ne semblait donc pas posséder de spécificité zoologique. Ces expériences, difficiles par suite de l'absence de migration des cellules de régénération, ont été reprises en utilisant la méthode des broyats. J'ai contrôlé l'activité inductrice de broyats de têtes de *Dugesia lugubris*, *Dugesia gonocephala* et *Dendrocoelum lacteum*. Le pour-

centage de *Polycelis nigra*, ayant régénéré les yeux sous l'influence des broyats, a été le suivant:

- 15 individus sur 24 (62%), en présence de broyats de têtes de *Dugesia lugubris*;
- 18 individus sur 30 (60%), en présence de broyats de têtes de *Dugesia gonocephala*;
- 2 individus sur 16 (12%), en présence de broyats de têtes de *Dendrocoelum lacteum*.

Ces taux de régénération sont plus faibles que ceux obtenus avec des broyats de têtes de *Polycelis nigra*. Mais de ces expériences il ressort clairement que les têtes de ces trois espèces de planaires contiennent la substance inductrice des yeux. Les broyats de têtes de *Dendrocoelum lacteum* sont peu actifs. L'organisine n'a donc pas de spécificité zoologique et l'analogie avec les inducteurs du développement des batraciens est évidente.

6. LA DIFFUSION DE L'ORGANISINE

Dans les expériences avec les broyats, les *Polycelis nigra* sont plus ou moins en contact avec les débris des planaires. Je n'ai jamais constaté que ces débris servaient de nourriture aux individus en expérience. Mais ces broyats fermentent assez facilement. Il a donc paru intéressant de voir si l'organisine diffuse dans l'eau d'élevage et si on peut la séparer des débris de planaires broyées.

En premier lieu j'ai élevé des *Polycelis nigra* sur une couche de gélose dans laquelle les broyats de têtes de *Polycelis* étaient enrobés. Dix sur 12 planaires en expérience ont régénéré normalement les yeux (83%). Les témoins ont montré que cette régénération n'était pas due à la présence de la gélose. Nous devons donc admettre que l'organisine de la régénération des yeux diffuse à travers une couche de gélose.

En deuxième lieu j'ai essayé de retrouver la substance inductrice dans l'eau baignant les broyats. Pour cela on fait des broyats au sable de têtes de *Polycelis*. Ces broyats dans l'eau sont conservés pendant 5 heures à la température de 2 à 7°. Puis on les centrifuge à 10.000 tours/minute pendant 20 minutes. Le liquide surnageant est utilisé pour l'élevage des *Polycelis* en expérience. Or, dans ce cas, 19 planaires sur 24 (c'est-à-dire 80%) régénèrent les yeux sous

l'influence de l'organisine. Ce pourcentage de régénération est voisin de celui obtenu dans les expériences précédentes avec les broyats de têtes, non centrifugés.

L'organisine a donc diffusé dans l'eau et nous la retrouvons dans le liquide débarrassé de tout débris de tissu.

Il est instructif de comparer ces propriétés de l'organisine de la régénération des yeux avec les propriétés des inducteurs du développement des batraciens. Dans les deux cas on constate une activité du tissu tué par la chaleur ou l'alcool et la non-spécificité zoologique de la ou des substances inductrices. Or dans le cas du développement embryonnaire des batraciens un tissu normalement inactif peut acquérir une activité inductrice sous l'influence de la chaleur. Il en est de même pour les broyats de queues de *Polycelis*.

7. L'ORGANISINE DES BROYATS DE QUEUES.

Nous savons déjà que le pouvoir inducteur de la région caudale de *Polycelis nigra*, dans la régénération des yeux, est presque nul. Il en est de même pour la région caudale de *Dugesia gonocephala*. Chauffons maintenant à 60° et pendant 2 minutes l'eau contenant les broyats de queues de *Polycelis nigra*. Après refroidissement on y élève les planaires en expérience, après excision du cerveau et des yeux latéraux. On constate que 33 individus sur 52, c'est-à-dire 63% des planaires, régénèrent normalement les yeux sous l'influence des broyats de queues traités par la chaleur; tandis que dans les mêmes conditions, 3 individus sur 45, c'est-à-dire 7% des planaires, régénèrent les yeux sous l'influence des broyats de queues non traités par la chaleur. Le traitement par la chaleur a donc éveillé dans le tissu le pouvoir inducteur de la régénération des yeux.

Une explication définitive n'est pas encore possible. On peut penser à une substance inactive voisine de l'organisine et se trouvant dans les tissus de la queue. La chaleur activerait cette substance. Mais on peut aussi penser à l'hypothèse émise par HOLTFRETER (1934) et reprise par TOIVONEN (1940) à propos du développement des batraciens. On sait qu'un tissu, inactif à l'état frais, acquiert un pouvoir inducteur sous l'influence de la chaleur qui tue les cellules. Pour expliquer cette activité inductrice d'un tissu tué, ces auteurs admettent que la chaleur changerait la perméabilité sélective des cellules et permettrait ainsi une diffusion

de l'inducteur. En acceptant cette hypothèse il faudrait admettre que, chez *Polycelis nigra*, l'organisine serait présente dans tout le corps. Dans la région antérieure la substance inductrice circulerait librement; dans la région caudale elle serait bloquée dans les cellules.

CONCLUSION.

L'existence de l'organisine de la régénération des yeux de la planaire *Polycelis nigra* semble donc être définitivement établie. C'est une substance chimique qui diffuse dans l'eau et à travers la gélose, qui est insensible à la dessiccation et à l'action de l'alcool à 70°. Elle n'a pas de spécificité zoologique et reste active après traitement par la chaleur. Elle est normalement présente dans la région antérieure du corps, la région cérébrale, où elle prend naissance. Dans cette région elle doit diffuser librement dans les tissus pour agir sur les néoblastes qui se trouvent dans la zone de régénération du bord oculé excisé. C'est entre le 3^e et le 5^e jour que l'activité inductrice passe par un maximum. La concentration de l'organisine ne variant pas au cours de la régénération expérimentale, on peut donc penser qu'à ce moment les néoblastes sont aptes à réagir à l'inducteur et à se différencier en organe visuel. Dans la région caudale, l'organisine peut être décelée si on tue les tissus en chauffant les broyats à 60°.

Les expériences, faites jusqu'à présent, ne permettent pas encore de se prononcer sur la nature chimique de l'organisine. Mais le fait d'obtenir la substance inductrice en solution ou en suspension dans l'eau permettra d'aborder ce problème capital.

BIBLIOGRAPHIE

- HOLTFRETER, J. 1932. *Versuche zur Analyse der Induktionsmittel in der Embryonalentwicklung. Induktionsleistungen getrockneter, erhitzter und gefrorener Keimteile*. Naturw. 20: 973.
 1934. *Der Einfluss thermischer, mechanischer und chemischer Eingriffe auf die Induzierfähigkeit von Tritonkeimteilen*. Roux. Arch. 132: 225-306.
 LENDER, Th. 1952. *Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une planaire d'eau douce*. Bull. Biol. Fr. Belg. 86: 140-215.

- LENDER, Th. 1954a. *Sur la régénération des yeux de la planaire Polycelis nigra en présence de broyats de la région antérieure du corps*. C.R. Ac. Sc., 238: 1742-1744.
- 1954b. *Sur l'activité inductrice de la région antérieure du corps dans la régénération des yeux de la planaire Polycelis nigra. Activité de broyats frais ou traités à la chaleur*. C.R. Soc. Biol. 148: 1859-1861.
- SANTOS, F. V. 1929. *Studies on transplantation in Planaria*. Biol. Bull. Woods Hole. 57: 188-198.
- 1931. *Studies on transplantation in Planaria dorotocephala and Planaria maculata*. Phys. Zool. 4: 111-164.
- TOIVONEN, S. 1940. *Über die Leistungsspezifität der abnormen Induktoren im Implantatversuch bei Triton*. Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A., 55 n° 6: 1-150.
- WOLFF, Et. 1953. *Les phénomènes d'induction dans la régénération des planaires d'eau douce*. Rev. Suisse Zool. 60: 540-546.
- et Th. LENDER. 1950. *Sur le rôle organisateur du cerveau dans la régénération des yeux chez une planaire d'eau douce*. C.R. Acad. Sc., 230: 2238-2239.

N° 15. **Silvio Ranzi** et **Paolo Citterio**, Milano. —
 Le comportement des différentes fractions protéiques
 au cours du développement embryonnaire de *Rana*
esculenta. (Avec 2 figures dans le texte.)

Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée de l'Université de Milan.

Dans le but d'approfondir la chimie de la différenciation pendant le développement embryonnaire et post-embryonnaire de *Rana esculenta* L., nous avons entrepris une série de recherches sur les changements et les propriétés des différentes fractions protéiques.

Nous avons extrait des œufs et des embryons lyophilisés dans du liquide de Weber et Edsall. Les œufs avaient été pondus d'une manière spontanée dans le laboratoire par des animaux qui avaient été pris dans des rizières des environs de Milan. Nous avons fractionné l'extrait en ajoutant une solution saturée de sulfate

d'ammonium; nous avons également construit des courbes de relargage selon DERRIEN [3].

Ces recherches [6] ont montré que la segmentation de l'œuf correspond à une diminution de la solubilité des protéines de la poudre lyophilisée; au fur et à mesure que la segmentation a lieu, ces protéines sont extraites en quantité moindre, et celles qui passent dans la solution sont précipitées par une concentration plus faible de sulphate d'ammonium. A partir du stade de plaque neurale, on observe, au contraire, un processus de différenciation protéique au cours duquel les fractions qui précipitent à différentes concentrations de sulphate d'ammonium sont toujours mieux individualisées.

Afin de procéder à l'identification des différentes fractions protéiques, nous avons employé soit des réactions colorées (Dische pour l'acide thymonucléique; réaction à l'orcinol pour l'acide ribonucléique; réaction à la benzidine), soit des réactions sérologiques.

Pour ces dernières, nous avons préparé les antigènes suivants: *a*) myosine soluble de Szent-Györgyi préparée suivant la méthode décrite dans [1] avec les muscles des pattes postérieures de la grenouille; *b*) actine préparée selon la méthode décrite dans [1] avec les mêmes muscles des pattes postérieures; *c*) plasma sanguin de grenouille obtenu par l'addition à dix parties de sang d'une partie de 2% d'oxalate de sodium et par une centrifugation successive dans le but d'isoler les globules; *d*) globules rouges de grenouille en solution physiologique.

Pour chaque antigène, on a employé trois lapins qui ont été traités de la manière suivante: injection endopéritonéale préparatoire de 4 mg. de protéine antigène (déterminés comme N total). Deux semaines d'injections intraveineuses tous les deux jours, pour un total de 21 mg. de protéine. Deux semaines de repos. Une injection endopéritonéale de 4 mg. de protéine. Encore deux semaines d'injections intraveineuses tous les deux jours, pour un total de 60 mg. de protéine. Quatre jours de repos. Saignée complète. Les sérums filtrés sur filtre Seitz sont conservés à -25° C. sans addition d'aucune substance.

On a exécuté la réaction des précipitines par la méthode suivante: 0,25 cc d'antisérum ont été mis en contact, dans un petit tube d'essai, avec 0,25 cc d'antigène opportunément dilué.

Au stade 12 des tables reportées par RUGH [7] (bouchon vitellin), il est possible d'observer dans l'extrait en liquide de Weber et Edsall (fig. 1) une fraction qui précipite, à 0°, entre 30 et 70% de saturation de sulphate d'ammonium. Cette fraction donne la réaction des précipitines avec les sérums antimyosine de Szent-

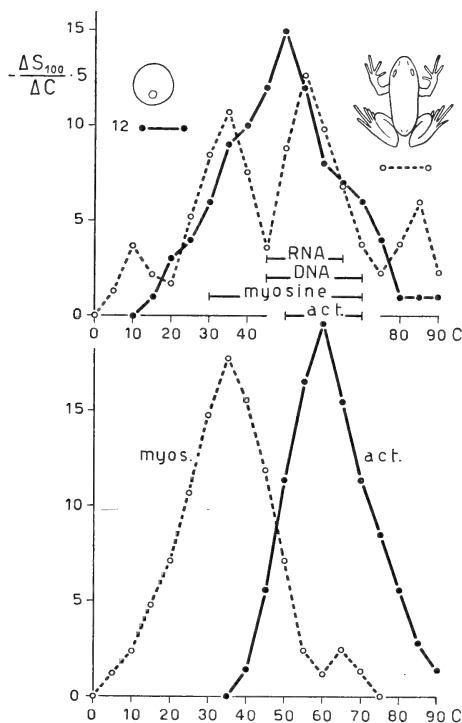


FIG. 1.

En haut courbes de relargage du stade 12 et de la grenouille adulte. En bas courbes de relargage de la myosine (*myos.*) et de l'actine (*act.*). Les segments horizontaux représentent: RNA la fraction qui donne la réaction de l'orcinol; DNA la fraction qui donne la réaction de Dische; *myosine* et *act.* les fractions qui donnent les réactions sérologiques de la myosine et de l'actine.

Györgyi. Il faut noter que, à ce stade, le mésoderme est encore en train d'aller à sa place et les somites ne sont donc pas individualisés. Cela ne surprend pas si l'on tient compte que, dans l'embryon de poulet déjà au stade de jeune ligne primitive, on a pu mettre la myosine cardiaque en évidence par la méthode sérologique [4]; ce stade du poulet n'est certainement pas, en ce qui concerne la

différenciation du mésoderme, plus avancé que le stade 12 de la grenouille.

Une fraction qui précipite entre 50 et 70% de saturation et qui donne une réaction positive avec le sérum antiactine est toujours présente dans le stade 12. La myosine et l'actine se retrouvent dans tous les stades successifs et existent, avec les mêmes propriétés de précipitation, dans la grenouille adulte, dans laquelle l'actine précipite aussi à 75% de saturation. Dans les courbes de l'antigène employé, construites selon Derrien, on voit que la courbe de l'actine présente son pic justement entre 50 et 70% de saturation de sulphate d'ammonium, et que la réaction au stade 12 est justement dans la fraction que l'on pouvait prévoir d'après la courbe de relargage. Pour la myosine, au contraire, le pic de la courbe de relargage est entre 30 et 40% de saturation¹, ce qui correspond à la partie de la fraction avec réaction immunologique de myosine qui précipite à la concentration la plus basse de sulphate d'ammonium.

Au stade 12, la réaction de Dische pour l'acide thymonucléique peut être observée dans la fraction qui précipite entre 45 et 70% de saturation avec sulphate d'ammonium, cette fraction étant la seule qui montre, au spectrophotomètre de Beckman, une bande d'absorption à 260 m μ . La réaction à l'orcinol pour l'acide ribonucléique ne peut être observée que dans la fraction qui précipite entre 45 et 65% de saturation. Il n'y a pas de réaction de la benzidine.

Au stade 19 de Rugh (le cœur bat) (fig. 2), on voit une fraction qui précipite entre 30 et 85% de saturation, et qui donne la réaction immunologique du plasma sanguin. Il y a aussi une fraction qui précipite entre 30 et 85% de saturation et qui donne une précipitation avec le sérum antiglobules. Ces fractions, cependant, ne réagissent que dans de l'extrait non délipidé; tandis qu'elles ne donnent plus de réaction lorsque l'extrait a été délipidé par l'éther éthylique. Etant donné que nous avons seulement eu la possibilité d'examiner le stade 10 non délipidé, sans obtenir aucune réaction

¹ La courbe de relargage de la myosine a son pic à 35% de saturation avec une valeur à 40% très élevée. Cela correspond bien au pic de 37,5% observé par TENOW et SHELLMAN (9) pour la myosine de lapin. La courbe de ces auteurs est plus étroite que la nôtre. Cela n'est probablement pas tellement dû à la différence d'espèce qu'à la plus grande pureté de leur préparation qui était myosine plusieurs fois cristallisée. Dans notre préparation, la fraction qui ne peut précipiter qu'à une concentration élevée de sulphate d'ammonium représente vraisemblablement une impureté.

immunologique positive, nous pensons qu'il soit possible de trouver également ces antigènes dans quelques stades entre les stades 12 et 19¹. Cette supposition est basée sur les conditions de l'appareil circulatoire et sur le fait qu'il est possible d'identifier dans l'œuf aussi des protéines sériques au moyen d'une autre méthode immunologique [2].

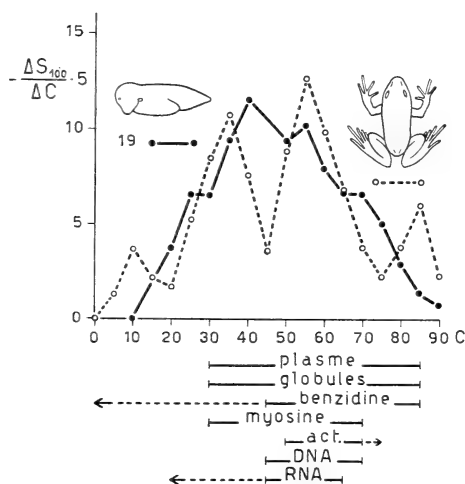


FIG. 2.

Courbes de relargage du stade 19 et de la grenouille adulte. Les segments horizontaux représentent au stade 19 les fractions qui donnent la réaction de Porcinol (RNA), de Dische (DNA), de la benzidine et les réactions sérologiques du plasme, des globules, de la myosine et de l'actine (act.). Les flèches indiquent que l'extension de la réaction est plus grande dans la grenouille adulte.

La réaction de la benzidine est positive au stade 19 dans la fraction qui précipite entre 45 et 85% de saturation, tandis que, dans la grenouille adulte, toutes les fractions que l'on peut précipiter avec du sulphate d'ammonium jusqu'à une concentration de 85% de saturation présentent cette réaction. L'ébauche du sang la présente cependant déjà dans un stade un peu plus jeune que le stade 19 [8].

¹ Au moment de la correction des épreuves, nous pouvons préciser qu'au stade 15 de Rugh (bourrelets médullaires jointifs mais non soudés): la fraction qui précipite entre 50 et 75% donne la réaction immunologique du plasme sanguin et une précipitation avec le sérum antiglobules; la fraction qui précipite entre 45 et 75% donne la réaction de la benzidine. On n'observe pas de telles réactions au stade 14 de Rugh.

Par la méthode viscosimétrique employée par nous pour reconnaître la forme des particules protéiques en solution [5], nous avons essayé de voir la forme des particules en solution dans les différentes fractions; nous avons généralement fractionné les différents stades du développement en prenant cinq fractions dont quatre correspondaient aux pics de la courbe de relargage de la grenouille adulte (0-25%; 25-45%; 45-70%; 70-85% de saturation) et la cinquième aux protéines qui restent en solution à 85% de saturation de sulfate d'ammonium. Les quatre fractions qui précipitent entre 0 et 85% de saturation contiennent des particules filamenteuses ou des particules filamenteuses repliées; seule la fraction qui reste en solution à 85% a des particules globulaires. Il faut cependant remarquer que, dans des essais d'orientation faits sur du foie de lapin, on peut voir les quatre pics principaux de relargage de la grenouille séparés à 20, 45, 80%, et que la fraction là-aussi la plus abondante (précipitée entre 45 et 80%) donne la réaction de particules globulaires (c'est-à-dire que les particules globulaires y sont prédominantes). Cette prédominance des particules globulaires dans la fraction extraite du foie isolé peut être mise en rapport avec le fait qu'il n'y a pas dans le foie de myosine et d'actine, qui sont au contraire présentes dans la grenouille entière.

Un dernier point doit être considéré. A partir de la gastrulation, les mêmes antigènes sont doués des mêmes propriétés de précipitation, c'est-à-dire qu'ils semblent identiques. Ce phénomène est en accord avec les recherches de EBERT [4] pour la myosine cardiaque de l'embryon de poulet. Ce n'est que l'acide ribonucléique et la réaction de la benzidine qui, chez l'adulte, apparaissent aussi dans des fractions plus facilement précipitées que dans le stade 20, également étudié par nous. Le comportement de la réaction de l'acide ribonucléique doit peut-être être mis en rapport avec la synthèse de nouvelles ribonucléoprotéines pendant la différenciation chimique.

Ces recherches ont été réalisées avec l'aide du « Consiglio Nazionale delle Ricerche ». Nous avons aussi employé des appareils donnés par la Rockefeller Foundation ou achetés avec des fonds ERP. Nous remercions le professeur F.-E. LEHMANN pour son invitation à parler des résultats de ces recherches à la réunion de Berne.

AUTEURS CITÉS

1. CIGADA, M., P. CITTERIO, A. ORLANDI, S. RANZI e L. TOSI. 1949. Ist. Lombardo (Rend. Sc.) 82: 351.
 2. COOPER, R., S., J., exp. Zool. 101: 143, 1946; 107: 397, 1948; 114: 403, 1950.
 3. DERRIEN, Y., E. P. STEYN-PARVÉ, M. COTTE and G. LAURENT. 1952. Biochim. Biophys. Acta 9: 49.
 4. EBERT, J. D. 1952. Proc. Nat. Ac. Sc., Washington 39: 333.
 5. RANZI, S. e P. CITTERIO. 1954. Boll. Soc. It. Biol. sper. 30: 517.
 6. — Exp. Cell Res. (sous presse).
 7. RUGH, R. 1952. *Experimental Embryology*. Burgess Company Minneapolis Min.
 8. SPIRITO, A. 1937. Arch. Sc. Biol. 23:185.
 9. TENOW, M. and O. SNELLMAN. 1954. Bioch. Biophys. Acta 15: 395.
-

Nº 16. **P. A. Tschumi**, Versuche über die Wachstumsweise von Hinterbeinknospen von *Xenopus laevis* Daud. und die Bedeutung der Epidermis.*

(Mit 4 Textabbildungen.)

(Dept. of Anatomy, University, Cambridge.)

I. EINFÜHRUNG.

Obwohl die Extremitätenentwicklung schon Gegenstand zahlreicher Untersuchungen war, ist dem Wachstum der Knospe bisher wenig Beachtung geschenkt worden. Eingehend untersucht wurde nur die Entwicklung der Flügelknospen bei Hühnchen durch SAUNDERS (1948):

* Vorläufige Mitteilung. Eine ausführlichere und erweiterte Arbeit mit genaueren Angaben über Material und Methode und Diskussion der Literatur wird später anderswo publiziert. Die Durchführung dieser Arbeit wurde durch die «Nuffield Foundation» und den Schweizerischen Nationalfonds ermöglicht.

SAUNDERS zeigte durch Setzen von Vitalmarken, dass die Knospe an ihrem distalen Ende wächst. Auf das zuerst angelegte Oberarmmaterial wird sukzessive Unterarm-, Carpal- und Strahlen-Material aufgesetzt. SAUNDERS fand, dass das distale Knospenwachstum von der Anwesenheit der apikalen Epidermisleiste abhängt: Nach deren Entfernung werden nur jene Flügelteile ausgebildet, die zur Zeit der Operation schon niedergelegt waren.

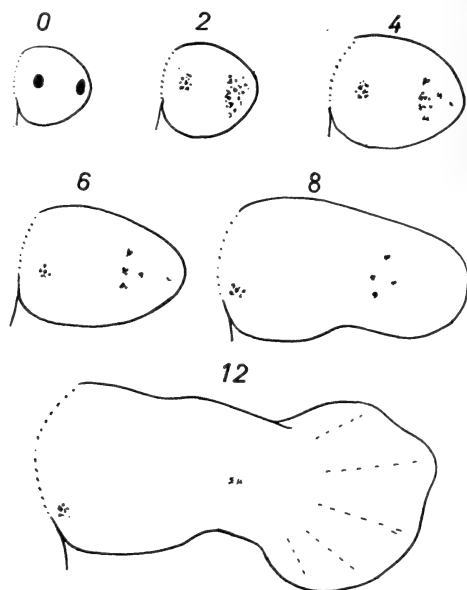


ABB. 1.

Verhalten distaler und proximaler Marken beim Wachsen der Beinknospe von *Xenopus*. Zahlen: Tage nach dem Setzen der Marken.

Entsprechende Befunde liegen für keine andern Typen vor. Die Untersuchungen von STEINER (1928) und BALINSKY (1935) lassen aber auch bei Amphibien eine den Hühnchen entsprechende Bedeutung der Epidermis vermuten. Es war daher naheliegend, die Verhältnisse bei Amphibien näher zu untersuchen.

II. MARKIERUNGSEXPERIMENTE BEI *Xenopus*.

Zur Ermittlung der Wachstumsrate und der präsumtiven Bedeutung bestimmter Knospenbereiche wurden Marken ins Mesenchym

verschieden alter Hinterbeinknospen gesetzt. Hierzu wurde Karmin oder Tierkohlepulver mit destilliertem Wasser zu einem Brei zerrieben und mit einer feinsten Stahlnadel in das Knospenmesenchym eingeführt. Knospen und Marken wurden unmittelbar nach dem Eingriff und dann alle 2—5 Tage mit einem Zeichenapparat in Seitenansicht gezeichnet. Die vorliegende Arbeit stützt sich auf ca. 200 Markierungsversuche.

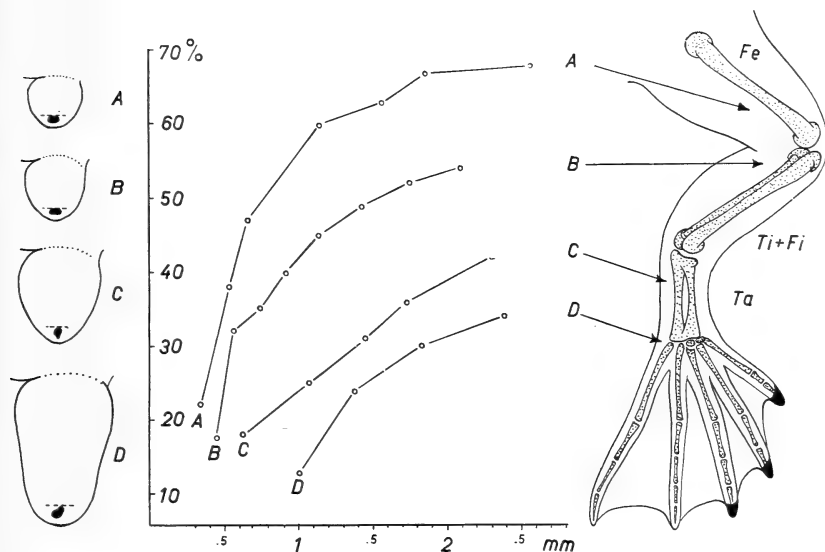


ABB. 2.

Links: Verschieden alte Beinknospen mit frischgesetzten distalen Marken.
Mitte: Abszisse: Länge der Knospe. Ordinate: Prozentualer Anteil der Distanz zwischen proximaler Markengrenze und Knospenspitze von der Gesamtlänge der Knospe (siehe Text).

Rechts: Beinbereiche, in die die proximalen Markenteilchen gelangen.

Fe = Femur; Ti + Fi = Tibia + Fibula; Ta = Tarsus.

Die meisten Marken liessen sich während 3—4 Wochen verfolgen. Sobald die knorpeligen Skelett-Teile des Beins ausgebildet waren, wurden die Larven fixiert. Die Marken konnten dann nach Färbung des Knorpels und Aufhellung (siehe Tschumi 1954, S. 194) lokalisiert werden.

Das Ergebnis dieser Markierungsversuche ist kurz zusammengefasst folgendes (siehe Abb. 1): Eine in proximale Knospenbereiche gesetzte Marke breitet sich zunächst nur wenig aus, und

beim Wachsen der Knospe nimmt ihre Entfernung von der Knospenspitze viel rascher zu als die Distanz zur Knospenbasis. In die Spitze der Knospe, dicht unter die distale Epidermis gesetzte Marken werden zunächst stark auseinandergezogen, um dann schliesslich in ihren Hauptteilen zurückzubleiben. Je nach dem Alter der Knospe finden sich solche ursprünglich distalen Marken endlich im Oberschenkel, Unterschenkel, Tarsus oder im Fuss (siehe Abb. 2).

Das Verhalten der Marken lässt sich objektiver fassen, wenn die Entfernung der proximalen Markengrenze von der Knospenspitze gemessen und der Anteil dieser Distanz von der Gesamtlänge der Knospe berechnet wird. Abbildung 2 zeigt, wie dieser Anteil im Laufe der Entwicklung erheblich zunimmt. Er fällt schliesslich umso grösser aus, je jünger die Knospe war, in deren Spitze die Marke gesetzt wurde.

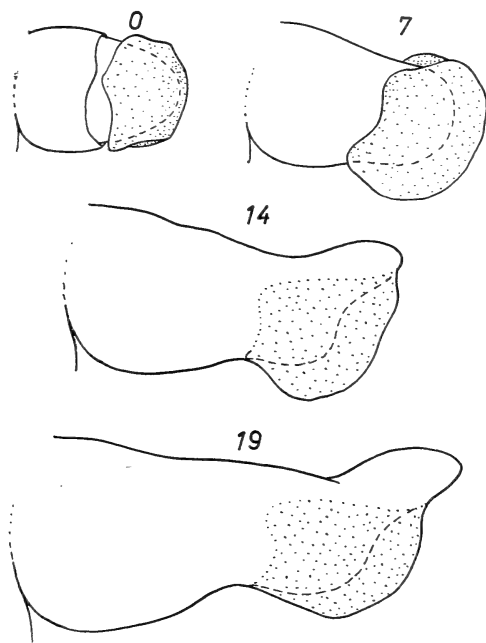
Dieses Zurückbleiben der Marken wird am besten durch die Annahme gedeutet, dass die Knospe vor allem an ihrem distalen Ende wächst. Hier wird in einem besonderen Proliferationsbereich Extremitätenmaterial wie beim Hühnchen in proximo-distaler Reihenfolge niedergelegt. Nach den Marken bestünde eine 0,3 mm lange Knospe zur Hauptsache nur aus Oberschenkelmaterial. Die distaleren Abschnitte werden aus dem kleinen Mesenchymbereich hervorgehen, in welchen die Marke gesetzt wurde. Bei 0,5 mm langen Knospen sind Oberschenkel- und Unterschenkelmaterial niedergelegt. Es lässt sich so die prospektive Bedeutung von Knospen verschiedener Entwicklungsgrade ermitteln (siehe Abb. 2).

Nachdem sich die Knospe distal abgeflacht hat, wachsen die Strahlen, analog wie die junge Knospe, ebenfalls vorwiegend an ihrem distalen Ende: Neben oder in die Spitze eines Strahles gesetzte Marken werden zunächst gedehnt und bleiben dann zurück.

Nebst der distalen Proliferation findet ein Längen- und Breitenwachstum der schon niedergelegten proximaleren Knospenbereiche statt. Dies geht daraus hervor, dass sich auch die Entfernung zwischen proximalen und distalen Marken vergrössert (Abb. 1), und dass proximale Marken zeitweise stark in die Länge gezogen werden. Das Wachstum der distalen Bereiche ist aber stets intensiver. Dementsprechend finden sich bei jungen Beinknospen distal mehr Mitosen als proximal, wenn auch die Unterschiede gering sein sollen (siehe BRETSCHER 1949, S. 52).

III. VERSUCHE ÜBER DIE BEDEUTUNG DER EPIDERMIS BEIM WACHSTUM DER KNOSPEN.

Nachdem sich bei Hühnchen die apikale Epidermisleiste für das distale Wachstum als unentbehrlich erwies, lag es nahe, zu prüfen, ob die Epidermis auch bei *Xenopus* eine entsprechende



ABR. 3.

Entwicklung einer Beinknospe, der die distale Epidermis abgezogen und durch Kopfhaut ersetzt wurde. Unterbrochene Linie: Umriss des Knospenmesenchyms unter dem Transplantat (punktiert). Zahlen: Tage nach der Transplantation.

Rolle spielt. Bei Hühnchen wird entfernte Epidermisleiste nicht ersetzt. Ihre Bedeutung konnte daher durch Extirpation aufgezeigt werden. Bei Amphibien ist dies wegen der viel grösseren Restitutionsfähigkeit nicht möglich. Ich stellte daher unter andern folgende Versuche an:

Bei 10 Larven wurde der linken Beinknospe die distale Epidermis vorsichtig abgezogen. Auf das entblösste Mesenchym wurde ein Stück pigmentierte Kopfhaut transplantiert (Abb. 3). Die Knospen-

spitze sollte dadurch mit einer fremdartigen und weiter differenzierten Epidermis bedeckt werden, und so würde die Restitution der fehlenden Epidermiskappe verhindert.

Als Kontrollen wurde 8 Tieren die distale Knospenepidermis abgezogen und dann entweder in derselben oder in anderer Orientierung wieder aufgesetzt oder durch Epidermis anderer Beinknospen im gleichen Entwicklungsstadium ersetzt.

Die Epidermis wuchs bei den Kontrollknospen in 7 Fällen gut an, und jene entwickelten sich, abgesehen von leichteren Anomalien, zu vollständigen Extremitäten. Die transplantierte Kopfhaut wuchs in 6 Fällen gut an. Lebendbeobachtungen ergaben folgendes:

Wenige Tage nach der Transplantation wurde zwischen der Kopfepidermis und dem distalen Mesenchym eine allmählich dicker werdende Schicht eines lockeren und durchsichtigen Gewebes sichtbar. Dessen Anlage war wahrscheinlich zusammen mit der Kopfepidermis transplantiert worden. Unter dem Transplantat hatte das dichtere Knospenmesenchym also keinen direkten Kontakt mit der Epidermis. Es zeigte sich nun, dass sich aus diesem von der Epidermis getrennten Mesenchym keine distaleren Strukturen entwickelten. Es differenzierten sich daraus nur jene Teile, die zur Zeit der Transplantation schon niedergelegt waren:

Bei dem auf Abbildung 3 dargestellten Fall waren, nach den Markierungsversuchen zu schliessen, in der Knospe Oberschenkel-, Unterschenkel- und Tarsal-Material niedergelegt. Zunächst schien die ganze Knospenspitze vom Transplantat umhüllt zu sein. Später wichen aber, wenig dorsal von der Spitze, die Ränder des Transplantates etwas auseinander. Das distale Knospenmesenchym kam an dieser Stelle mit wahrscheinlich regenerierter Knospenepidermis in Kontakt, und hier wuchs der Lage entsprechend eine V. Zehe heraus. Die Entwicklung der übrigen Strahlen, die im Bereich des Transplantates hätten entstehen sollen, unterblieb vollständig (siehe Abb. 4, links).

Bei einer weiteren etwas älteren Knospe (Abb. 4, rechts) war zur Zeit der Transplantation nebst den Beinstammteilen auch schon proximales Metatarsalmaterial niedergelegt. Auch hier entwickelte sich hinter dem Transplantat eine 5. Zehe. Die übrigen Bereiche der Knospenspitze blieben aber mit lockerem Mesenchym und Kopfepidermis bedeckt, und hier differenzierten sich lediglich die proximalen Abschnitte zweier Metatarsalia (wahrscheinlich IV

und III). Entsprechende Beobachtungen wurden in den übrigen Fällen gemacht.

Aus den Markierungsexperimenten darf mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, dass das Beinknospenwachstum bei *Xenopus* auf ähnliche Weise erfolgt wie beim Hühnchen: In einem

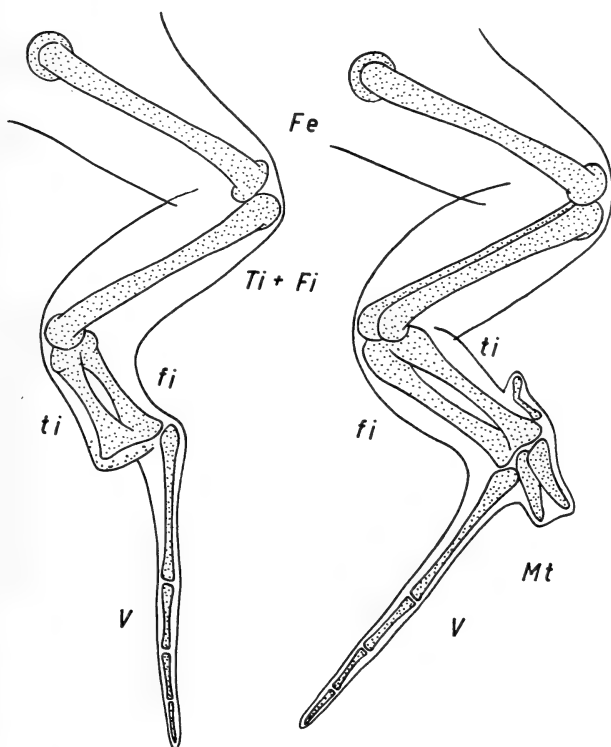


ABB. 4.

Links: Extremität der Knospe von Abb. 3 nach der Metamorphose.

Rechts: Extremität, die sich nach Transplantation von Kopfhaut auf eine etwas ältere Knospe entwickelte (siehe Text).

ti = tibiale; fi = fibulare; Mt = Metatarsus.

distalen Proliferationsbereich werden die präsumtiven Beinabschnitte in proximo-distaler Reihenfolge niedergelegt. Die Transplantationsversuche bestätigen diese Schlussfolgerungen. Sie sprechen ferner dafür, dass eine enge Beziehung zwischen Mesenchym und Epidermis Voraussetzung ist für das apikale Wachstum der Beinanlagen. Noch nicht abgeschlossene Versuche sind mit den hier besprochenen in Übereinstimmung und werden

voraussichtlich noch Aufschluss geben über die spezifische Funktion der Epidermis.

SUMMARY.

By inserting carbon and carmin particles into the mesenchyme of growing hind limb buds of *Xenopus*, it was shown that the future limb parts are laid down in a proximo-distal sequence at the distal end of the bud. Transplantation of larval head skin over the tip of a bud, from which the epidermis had previously been stripped away, resulted in a suppression of further apical growth. This was most probably due to the separation of mesenchyme and epidermis by a layer of loose connective tissue, presumably transplanted with the head epidermis. It is concluded that a close contact between apical mesenchyme and epidermis is necessary for the apical growth of the limb bud.

LITERATUR

- BALINSKY, B. I. 1935. *Selbstdifferenzierung des Extremitätenmesoderms im Interplantat*. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Physiol. 54: 327-348.
- BRETSCHER, A. 1949. *Die Hinterbeinentwicklung von Xenopus laevis Daud. und ihre Beeinflussung durch Colchicin*. Rev. suisse Zool. 56: 33-96.
- SAUNDERS, J. W. 1948. *The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm*. J. exp. Zool. 108: 363-404.
- STEINER, K. 1928. *Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Bedeutung des ektodermalen Epithels der Extremitätenknospe von Amphibienlarven*. Roux' Arch. 113: 1-11.
- TSCHUMI, P. 1954. *Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von Xenopus nach Behandlung mit einem Chloraethylamin*. Rev. suisse Zool. 61: 177-270.
-

Nº 17. **Pierre Tardent**, Neapel. — Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von *Tubularia*. (Mit 2 Textabbildungen.)

(Aus der Stazione Zoologica di Napoli.) ¹

Neuere Befunde weisen darauf hin, dass u. a. gewisse Konkurrenz- und Hemmungsmechanismen als limitierende, gestaltbestimmende Faktoren in die tierischen Wachstums- sowie Regenerationsgeschehnisse eingreifen (SPIEGELMAN 1945, LEHMANN 1953). TSCHUMI (1954) konnte feststellen, dass benachbarte Phalangenanlagen in experimentell verkleinerten Extremitätenblastemen von *Xenopus* um Zellmaterial konkurrieren. Als Folge davon werden einzelne Phalangen reduziert oder können vollständig ausfallen. Sehr ähnliche Erscheinungen sind von den Regenerationsvorgängen bei Hydroiden bekannt, wo sich z. B. zwei simultan am gleichen Individuum entstehende Regenerate einseitig oder gegenseitig in ihrer Ausbildung hemmen (TARDENT 1954). Bei *Tubularia* kann diese Wechselwirkung zwischen den am distalen und proximalen Schnittpunkt eines Hydrocaulusstückes regenerierenden Hydranthen beobachtet werden, wobei das distale Regenerat stets die Bildung des proximalen hemmt (BARTH 1938). Die von CHILD (1941) als „physiological dominance“ bezeichnete Erscheinung fällt weg, sobald jede stoffliche oder zelluläre Austauschmöglichkeit zwischen den beiden regenerierenden Zentren mittels einer Ligatur unterbunden wird. Wie schon früher festgestellt, (TARDENT 1954) könnte diese Hemmungserscheinung auch die Folge einer Konkurrenz um elementares Regenerationsmaterial (I-Zellen) sein. Neuere Untersuchungen zu dieser Frage (TARDENT 1955) lassen jedoch eher vermuten, dass sich die am gleichen Stammstück regenerierenden Hydranthen direkt auf dem Wege eines spezifischen Hemmstoffes an ihrer Ausbildung hemmen. Diese Annahme findet in den Beobachtungen von ROSE & ROSE

¹ Diese Untersuchungen konnten dank einem Stipendium der Eli Lilly Foundation durchgeführt werden.

Wasser zu einem von Fall zu Fall bestimmten Volumen ergänzt. Durch zweimaliges Abzentrifugieren (7.000, resp. 100.000 G) der in Suspension vorhandenen Zellen und Zellfragmente gewinnt man eine klar gelbliche Lösung, die als sog. Hydranthenextrakt in bestimmten Mengen dem Kulturwasser beigelegt wird, in dem sich als Testobjekte die regenerierenden Hydrocaulusstücke befinden. Da sich die im Extrakt enthaltene regenerationshemmende Substanz als thermostabil erwies, wird das Homogenat vor der Zentrifugierung kurz aufgekocht, wobei stets ein weisslich flockiger Niederschlag (Eiweisse) ausfällt. In analoger Weise werden auch die aus zerstückelten Hydrocauli gewonnenen Extrakte hergestellt, die sich von den Hydranthen-Extrakten durch ihre absolute Farblosigkeit unterscheiden. Die Zahl der auf einen ccm des Homogenates entfallenden Hydranthen wird vorläufig als Mass für die Konzentration dieser Stammlösung betrachtet. Als Testobjekte dienen proximal mit einer Nylonschlinge abgeschnürte Hydrocaulusstücke von 1 cm Länge, deren distale Schnittstelle unmittelbar unterhalb des amputierten Hydranthen liegt. Sie stellen somit stets den gleichen Axialabschnitt des Hydrocaulus dar (BARTH 1938). Ebenfalls sind sie auch in Bezug auf ihre Herkunft gleichwertig, da sie alle aus der gleichen Kolonie stammen. Diese nur am distalen Ende regenerationsfähigen Stücke werden in Syracuseschalen mit 15 ccm Wasser (inkl. Extrakt) bei 18° C aufgehoben. Die distalen Hydranthen der Testpolypen werden erst nach Zugabe des Extraktes amputiert, dessen Wirkung die Stücke während der ganzen Versuchsdauer ausgesetzt sind. Parallel zu jeder Testreihe wird unter gleichen Bedingungen eine Kontrollreihe ohne Extrakt geführt. Die Messung der Regenerationsrate erfolgt nach den von Barth (1938) vorgeschlagenen Kriterien:

Regenerationsdauer = t ; Länge des Regenerates = L ; $R_1 = \frac{L}{t}$.

RESULTATE.

Die bis heute durchgeführten Versuche zeigen deutlich, dass die in der beschriebenen Weise aus *Tubularia*-Hydranthen gewonnenen Extrakte auf die Regeneration des gleichen Organs eine hemmende Wirkung ausüben. Ihre noch unbekannte wirksame Komponente erwies sich dabei als thermostabil (Abb. 1, Versuch 1).

In sterilisiertem Zustand überdauern sie ebenfalls eine längere Aufbewahrung (6 Tage bei 0° C; Abb. 1, Versuch 7). Die Folgen der Extraktwirkung äussern sich je nach Konzentration in Form einer Verzögerung der Hydranthenregeneration, einer Verkleinerung der Regeneratsanlage oder durch das vollständige Ausbleiben eines Reparationsprozesses. In Abb. 1 sind die Resultate zweier Konzentrationsversuche graphisch wiedergegeben. Die zwischen den Werten beider Kontrollreihen aufgetretene Differenz ist auf eine verschiedene Herkunft des für die beiden Reihen verwendeten Testmaterials zurückzuführen. Eine vergleichende

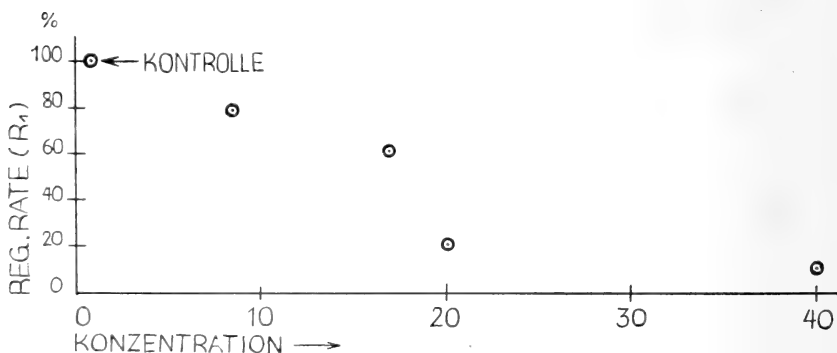


Abb. 2.

Konzentrationsabhängigkeit der Extrakt-Wirkung. Regenerationsrate der Kontrollen = 100%.

Gegenüberstellung zeitlich auseinanderliegender Versuche ist deshalb nur berechtigt, wenn die durch die jeweilige Konzentration des Extraktes bedingte Verringerung der Regenerationsrate prozentual dargestellt wird (Regenerationsrate der Kontrollen = 100%): Abbildung 2 zeigt deutlich, dass die Wirkungsintensität der regenerationshemmenden Komponente von der Konzentration abhängt. Nach den ersten Befunden haben schwache Extraktkonzentrationen vor allem eine Verzögerung des Regenerationsvorganges zur Folge, während höhere Konzentrationen ausserdem eine Verkleinerung des Regenerates bewirken oder den Regenerationsprozess (Abb. 1, Versuch 7) vollständig unterdrücken; wobei nicht einmal soweit äusserlich feststellbar — die Anfangsstadien der Regenerate zur Ausbildung kommen. Histologische Untersuchungen werden zeigen können, welche Phasen der Regenerats-Histogenese

durch den Extrakt beeinträchtigt werden. Aus grösseren Mengen von *Hydrocauli* hergestellte Extrakte beeinflussen den Regenerationsvorgang weder in positivem noch in negativem Sinne. Es ist deshalb anzunehmen, dass die im Hydranth nachgewiesene aktive Komponente im Coenosarcgewebe fehlt oder nur in sehr geringer Menge vorhanden ist.

DISKUSSION.

ROSE & ROSE (1941) und STEINBERG (1954) haben festgestellt, dass Wasser, in dem *Tubularia*-Polypen, amputierte Hydranthen oder Hydrocaulusfragmente gelegen haben, die Hydranthenregeneration verzögert. Die Verfasser schliessen daraus, dass irgend ein regenerationshemmendes Produkt aus dem Polypen ins Wasser diffundiert. Die in der vorliegenden Arbeit aus *Tubularia*-Hydranthen hergestellten Extrakte wiesen die gleichen Eigenschaften auf. Ob die darin enthaltene aktive Komponente mit der von ROSE und STEINBERG gefundenen Substanz identisch ist, kann noch nicht entschieden werden; denn in meinem Falle liess sich der Hemmstoff nur im Hydranthen und nicht im Hydrocaulus nachweisen; auch ist er thermostabil und nicht thermolabil.

Es muss angenommen werden, dass der im Apicalorgan vorgefundene regenerationshemmende Stoff im Organismus selbst gebildet wird und dass er durch seine Anwesenheit das Entstehen gleichartiger Organe verhindert. In dieser Funktion wirkt er als gestaltendes Element bei der Steuerung morphogenetischer Vorgänge mit und bildet offenbar im Zusammenhang mit den inhaerenten Gradientensystemen (CHILD 1941, TARDENT 1954) einen natürlichen Antagonisten zu den fast unbeschränkten morphogenetischen Potenzen des Hydroiden-Organismus. Es wäre zu untersuchen, ob sich der Wirkungskreis dieses Hemmstoffes nicht auch auf die primären Wachstumsvorgänge ausdehnt, wo er unter Umständen ähnliche steuernde Funktionen erfüllt. Die Befunde eröffnen auch verschiedene Aspekte histologischer und biochemischer Natur, die ich durch entsprechende Untersuchungen zu bearbeiten gedenke.

SUMMARY.

Extracts from hydranths of *Tubularia* have been made which inhibit partially or totally hydranth formation in stem pieces.

Similar extracts of the hydrocaulus did not show the same effects.

LITERATURVERZEICHNIS

- BARTH, L. G. 1938. *Quantitative Studies of the Factors Governing the Rate of Regeneration in Tubularia*. Biol. Bull. 74: 155.
- CHILD, C. M. 1941. *Patterns and Problems of Development*. University of Chicago Press.
- LEHMANN, F. E. 1953. *Konkurrenz- und Schwelleneffekte bei der Realisierung von Körper- und Organgestalten*. Rev. suisse Zool. 60: 490.
- ROSE, S. M. 1952. *A hierarchy of self limiting reactions as the basis of cellular differentiation and growth control*. Amer. Nat. 86: 337.
- ROSE, S. M. & F. C. ROSE. 1941. *The role of a cut surface in Tubularia Regeneration*. Physiol. Zool. 14: 323.
- SPIEGELMAN, S. 1945. *Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis*. Quart. Rev. Biol. 20: 121.
- STEINBERG, M. S. 1954. *Studies on the mechanism of physiological dominance in Tubularia*. J. exp. Zool. 127: 1.
- TARDENT, P. 1952. *Über Anordnung und Eigenschaften der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia*. Rev. suisse Zool. 59: 247.
- 1954. *Axiale Verteilungsgradienten der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration*. Roux' Archiv 146: 593.
- & R. TARDENT. 1955. *Wiederholte Regeneration bei Tubularia*. Erscheint in: Pubbl. Staz. Zool. Napoli.
- TSCHUMI, P. 1954. *Konkurrenzbedingte Rückbildungen der Hinterextremität von Xenopus nach Behandlung mit einem Chloräthylamin*. Rev. suisse Zool. 61: 177.
-

N^o 18. **Peter Bopp**, Basel. — Kolonialterritorien bei Murmeltieren. (Mit 7 Textabbildungen.)

(Sekretariat des Schweizerischen Bundes für Naturschutz.)

In Fortsetzung der Studien an Alpenmurmeltieren (*Marmota marmota* L.) im Gebiete des glarnerischen Freibergs Kärfp wurde im September 1954 eine rund $\frac{1}{2}$ km² grosse Alp auf ihre Murmeltierbesiedlung hin untersucht. Wiederum stand die Eruiierung der oberirdisch-topographischen Verhältnisse im Vordergrund. Auf die gegenwärtige zahlenmässige Besiedlung der einzelnen Kolonien soll nicht eingegangen werden, da über sie erst nach einigen Jahren Sicheres ausgesagt werden kann. Während der letztjährigen Beobachtungszeit wurde auf der untersuchten Alp, des regnerischen Sommerwetters wegen verspätet, intensiv geheuet, was direkte Beobachtung und Erfassung des Tierbestandes beinahe unmöglich machte.

Der Biotop wurde 1954 beschrieben (siehe dazu Abb. 3); ferner wurden dort einige grundsätzliche Bemerkungen zum Begriff „Territorium“ gemacht. In Abbildung 1 sind die territorialen Verhältnisse dargestellt: Es konnten insgesamt 14 Familienterritorien (=FT) festgestellt werden, die sich auf 4 Kolonialterritorien (=KT) verteilen. FT 1 ist das 1954 beschriebene Gebiet; alle 14 FT entsprechen grössenmässig diesem ausgemessenen Territorium (2000—3000 m² Fläche); sie werden durch die peripher gelegenen Löcher begrenzt. Die KT II-IV sind die ursprünglichsten, höchstgelegenen, I ist zweifellos das später erworbene. Auch an manchen anderen Orten im Kärfpgebiet sind durch die künstliche Erweiterung und Verbesserung des Alpareals (Rodung, Düngung durch Viehhaltung) günstige Biotope für Gamsen und Murmeltiere in tieferen Lagen geschaffen worden (siehe die entsprechenden Angaben bei HOESLI, etc., 1954).

Die Flächen der FT bilden die Hauptnahrungsgebiete der betreffenden Familien, diejenigen der KT, sofern sie nicht FT sind, die zusätzlichen Nahrungsgebiete. Der Raum wird gegenüber Artgenossen nicht verteidigt.

Die untersuchte Alp ist seit rund 100 Jahren Heualp (Abb. 2), auf der keine Bestossung durch Vieh stattfindet; andere Kärpfalpen sind ausgesprochene Viehalpen; auch diese weisen einen erheblichen Murmeltierbestand auf (Günstige Äsungsverhältnisse

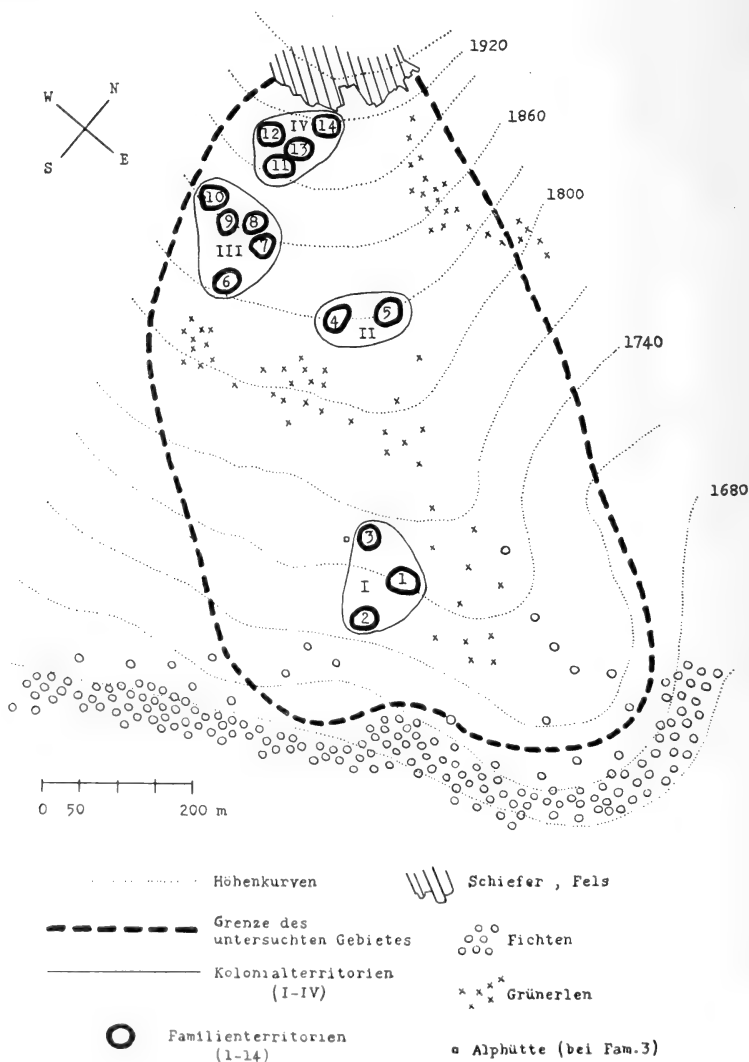


ABB. 4.

Halbschematische Darstellung der territorialen Verhältnisse von 4 Murmeltierkolonien auf einer Alp im Naturschutz- und Jagdbanngebiet Kärpf.

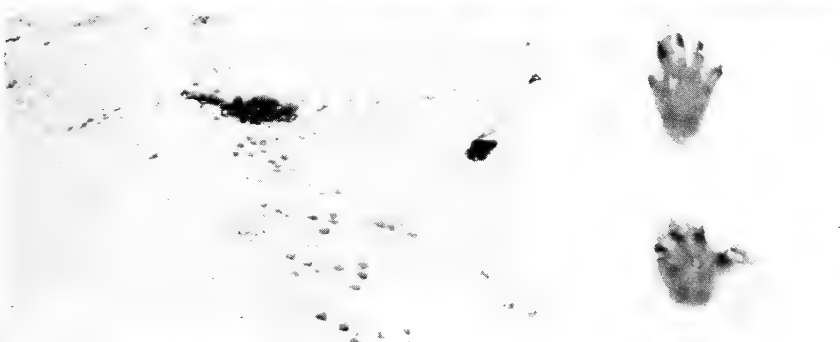


ABB. 2—7.

ABB. 2. Blick aufs Familienterritorium Nr. 6. Deutlich sichtbar sind Wechsel und Löcher (Bildmitte). Trotz alpwirtschaftlicher Nutzung (gemähte Wiesen!) bestehen hier Kolonien.

ABB. 3. Murmeltierbiotop des untersuchten Gebietes: Alpwiese mit Grünerlenbüschen. Im Hintergrund Kärpfstock.

ABB. 4. Fluchtloch aus Felsbiotop.

ABB. 5. Hauptloch aus Felsbiotop.

ABB. 6. Murmeltierfährten im ersten Herbstschnee (aus Val del Botsch; Schweizerischer Nationalpark; 1952).

ABB. 7. Murmeltierfährten im Schnee.

Oben: Fuss (5 Zehen). Unten: Hand (4 Finger).
(Aus Val del Botsch; Schweizerischer Nationalpark; 1952.)

Möglichkeit rascher Gewöhnung an weidende Tiere). Wo Jagdbann herrscht, können die Tierbestände trotz landwirtschaftlicher Nutzung (Gras- und Viehwirtschaft) erhalten werden; oft gedeihen sie in diesen bewirtschafteten Gebieten noch besser als in absoluten Schutzzonen.

Der Ausdruck „Familie“ wird hier im weitesten Sinne verwendet: Einzelgänger, ♂♂ und ♀♀, ♂♂ und ♀♀ und Junge, ältere Junge, mehrerer ♂♂ und ♀♀ usw. Auf einige dieser vielen Möglichkeiten hat kürzlich MUELLER (1954) hingewiesen. Alle 14 FT waren bewohnt. Es scheint, dass hier Sommer und Winter die gleichen Baue beibehalten werden.

In Ergänzung zu den 1954 veröffentlichten Einfallwinkel- und Temperaturmessungen an Löchern im Hügelbiotop (FT 1) sei hier eine Reihe neuer aus einem Felsbiotop des Kärpfgebietes beschrieben:

Loch	Exposition	Einfallwinkel in Grad	Beschaffenheit des Eingangs	Sonnen-temp. im Windschatten °C	Schatten-temp. °C 20—50 cm tief
Hauptloch	SE	153	Fels	29	16
Hauptloch	SE	155	Fels, Gras	29	15
Nebenloch	E	144	Erde, Gras	29	13
Nebenloch	S	151	Erde, Gras	29	14
Hauptloch	S	143	Fels, Gras	<i>Einfallwinkel- und Temperaturmessungen an Löchern einer Murmeltierkolonie in Felsbiotop (6.9.54; 10.00–11.00 Uhr; bei mässigem Wind).</i>	
Nebenloch	SE	130	Fels, Farne		
Fluchtloch	SE	90	Erde, Gras		
Nebenloch	SW	125	Erde, Gras		
Nebenloch	S	159	Erde, Gras		
Fluchtloch	SW	147	Erde, Gras		
Nebenloch	SE	129	Erde, Gras		

Die Einfallwinkel der Gänge zeigen hier einen Mittelwert von 144°, was mit dem früheren Mittel der „Hügelgänge“ von 145° gut übereinstimmt. Ausgenommen bei der Errechnung des Mittels

ist das Fluchtloch mit 90° Einfallwinkel. Dies war einer jener kleinen, nicht tiefen, bei plötzlich auftauchender Gefahr raches Verschwinden ermöglichenden Unterstände, wie man sie öfters antrifft.

Die niedrigen Gangtemperaturen sind auch hier wieder bemerkenswert und stimmen mit den früher gewonnenen Zahlen überein. Diese thermische Situation verlangt, dass die wärmeliebenden Murmeltiere während des Sommers genügend Möglichkeiten besitzen, ihren Körper der Sonne voll zu exponieren; dies wiederum setzt ein beträchtliches Mass von Ruhe und Sicherheit im Besiedlungsgebiet voraus. Häufige Störungen sind schon aus diesem Grunde dem guten Gedeihen der Art schädlich. Abbildungen 4 und 5 zeigen zwei dieser Löcher aus dem Felsbiotop.

Murmeltiere wechseln vor und nach dem Winterschlaf oft im Schnee (Abb. 6 und 7). Selbst in neusten Werken über unser einheimisches Wild fehlen aber solche Fährtenbilder; die Existenz von Murmeltierfährten im Schnee wird sogar oft geleugnet. MUELLER hat 1954 erstmalig gute Fährtenbilder veröffentlicht nebst einigen interessanten Bemerkungen zur Lokomotion des Murmeltiers. Die Murmeltierfährten sind u. a. leicht daran zu erkennen, dass die Füße je 5 Zehen, die Hände aber nur je 4 Finger abdrücken.

LITERATUR

- BOPP, P. 1954. *Zur Topographie der Murmeltierterritorien*. Rev. suisse Zool. T. 61, Fasc. 3, Nr. 12.
- HOESLI, J., Ch. AMSTUTZ, B. STUESSI und F. KNOBEL. 1954. *400 Jahre Glarner Freiberg am Käpfstock*. Verlag Schweiz. Bund für Naturschutz, Basel.
- MUELLER-USING, D. 1954. *Beiträge zur Oekologie der Marmota m. marmota* (L.). Z. f. Säugetierkunde 19: 166-177.
-

N^o 19. **C. Barigozzi** und **A. di Pasquale**, Mailand. — Lokalisierte polygenische Systeme, die die Manifestierung von Pseudomelanomen bei *D. melanogaster* bestimmen. (Mit 4 Textabbildungen.)

(Istituto di Genetica, Università di Milano.)

In der Literatur findet man schon viele Angaben über polygenische Systeme, die quantitative erbliche Merkmale beeinflussen, deren Lokalisation sehr schwierig oder unmöglich scheint. Deshalb wird im Allgemeinen auch angenommen, dass die Polygene längst der Chromosomen mehr oder weniger regelmässig verteilt sind. In dieser Hinsicht wäre ein Chromosom mit allen dominanten Polygenen um die Hälfte in seiner Funktion herabgesetzt, wenn, nach Austausch, eine Hälfte durch Substitution von rezessiven allelischen Polygenen rekombiniert wird. Eine Untersuchung von MATHER aber hat einen Unterschied in der Kontrolle der Haarhäufigkeit bei *D. melanogaster* zwischen Chromosomen-Stücken bewiesen, sodass ein Stück ein grösseres Gewicht als ein anderes hat.

Ausser den echten quantitativen Merkmalen gibt es noch eine Gruppe von bisher weniger untersuchten Fällen, die nach LERNER als Phänodevianten bezeichnet werden und die man definieren kann, wie folgt:

Abänderungen der normalen Merkmale, die in allen Sippen einer Art, auch wenn in geringer Häufigkeit, ubiquitär vorkommen, und von einem System von Polygenen bedingt sind, die in den Chromosomen je nach dem Stamm verschieden verteilt sind. Gewöhnlich bestehen die einzelnen Phänodevianten aus einer Gruppe verschiedener Variationen, die sich nicht allelisch verhalten.

Alle diese Merkmale finden sich bei den Pseudomelanomen von *Drosophila*, die in zahlreichen Stämmen vorkommen, und ein sehr ähnliches Phänotyp bei den erwachsenen Tieren zeigen, doch unterscheiden sie sich ziemlich scharf, wenn man die Entwicklung der melanotischen Körper während des Wachstums untersucht.

Bis jetzt wurde die Lokalisation der melanotischen Massen von manchen Verfassern an verschiedenen Stämmen von *Drosophila* studiert (HERSKOWITZ u. BURDETTE, HARTUNG), doch sind die Resultate nicht gänzlich befriedigend. Wir haben demnach vier

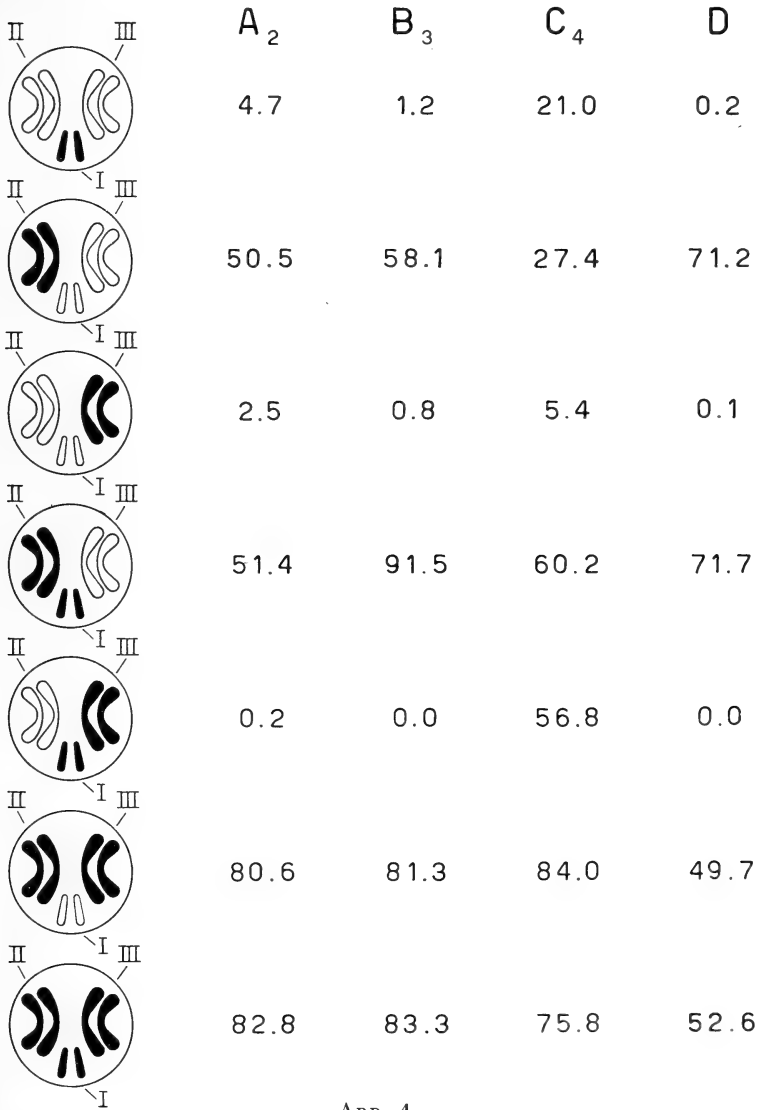


Abb. 1.
Schematische Darstellung des Verhältnisses zwischen Chromosomenkombinationen und Pseudomelanomeninzidenz.

neue spontane melanomentragende Stämme ($A_2-B_3-C_4-D$) bei *D. melanogaster* mit einer besonderen Technik analysiert, um die die in Frage kommenden Faktoren eingehend zu lokalisieren. Die Forschung wurde in drei folgenden Stufen ausgeführt:

1. *Identifizierung der Chromosomen die bei der Erzeugung von Pseudomelanomen beteiligt sind.*

Durch balancierte letalfaktorentragende Stämme wurden die folgenden Kombinationen hergestellt (Abb. 1). Die Chromosomen, die von den pseudomelanontragenden Stämmen herkommen, sind mit dem Symbol *tu* bezeichnet. Als balancierter Stock wurde der folgende gebraucht:

$$\frac{CIB}{+} \frac{CyL}{Pm} \frac{H}{MéSb}.$$

Das IV. Chromosom wurde nicht betrachtet.

Die Schlüsse dieser Untersuchung zeigen, dass die Faktoren bei den Stämmen A_2 , B_3 und D meistens im zweiten Chromosom liegen, da alle Kombinationen nur mit den *tu* I und *tu* III Paaren

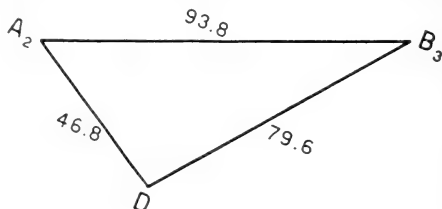


Abb. 2.

Schematische Darstellung des Prozentsatzes der nichtmelanomentragenden Individuen in den Kreuzungen zwischen den Stämmen A_2 , B_3 , D .

fast keine Pseudomelanome besitzen. Ein Vergleich mit den ursprünglichen Stämmen beweist, dass in dem ersten und zweiten Chromosom Faktoren lokalisiert sind, die die Penetranz beeinflussen.

Beim C_4 , sind im Gegenteil die Faktoren mindestens zwei Paare, nämlich im ersten und im zweiten Chromosomenpaar. Das dritte Paar wirkt nur sehr unregelmässig.

Zusammenfassend, kann man schliessen, dass die 4 Stämme genotypisch sehr verschieden sind; genauer, bilden A_2 , B_3 und D eine Gruppe einerseits, während C_4 als selbstständig zu betrachten ist.

2. Kreuzungen zwischen den 4 Stämmen.

Die 4 Stämme wurden in allen möglichen Kombinationen gekreuzt und folgende Resultate wurden erhalten: im Allgemeinen, ist der Prozentsatz der Pseudomelanome in der F1 herabgesetzt; doch, zeigen einige Kreuzungen eine höhere und andere eine besonders niedrige Manifestierungsrate. Das lässt sich als Ausdruck von genotypischen Affinitätsgraden interpretieren, wenn die Pseudomelanome einem rezessiven Genotyp entsprechen. Das gilt freilich für A2, B3 und D, die, nach den Kreuzungsangaben, sich in der folgenden Reihe ordnen lassen:

$$A2 - D - B3.$$

C4, als dominant, kann in dieser Hinsicht nicht betrachtet werden (Abb. 2).

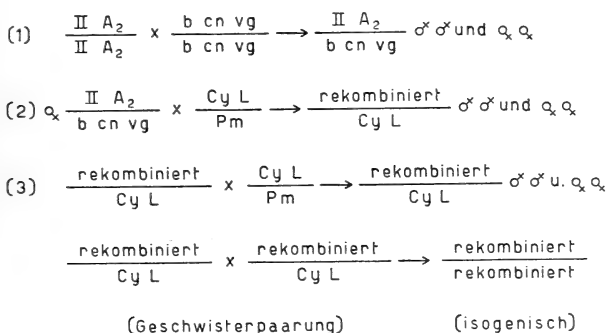


ABB. 3.

Schema der Methode zur Analyse des Austausches.

Der verschiedene Affinitätsgrad zwischen Stämmen lässt voraussehen, im Zusammenhang mit der Faktorenlokalisierung in einem einzigen Chromosom, dass die 3 Stämme A2—B3 und D (besonders aber A2 und B3) durch verschieden lokalisierte Gene unterscheidbar sind. Dass im zweiten Chromosom mehrere Gene (Polygene) zusammenwirken, ist wahrscheinlich.

3. Die Lokalisation im zweiten Chromosom.

Die Lokalisation dieser Faktoren, nach einer Untersuchung der betreffenden Literatur, wurde mit einer besonderen Methode ausgeführt, die schematisch in der Abbildung 3 angegeben ist.

Die Angaben führen zum Schluss, dass A2 und B3 zwei Modi darstellen, die, durch den markierten Stamm *b cn vg*, leicht unterscheidbar sind. In der Tat, besitzt der Stamm A2 in einem Abstand von ungefähr 20 Einheiten links von black (47,5) *tu*-Faktoren, während in B3 die entsprechenden Faktoren ungefähr 17 Einheiten rechts von vestigial (69.0) liegen.¹

Die Methode zur Herstellung isogener und rekombinierter Stämme hat uns auch ermöglicht, eine Anzahl wilder oder *b cn vg* Genotypen zu studieren, die einen typischen Prozentsatz Pseudo-

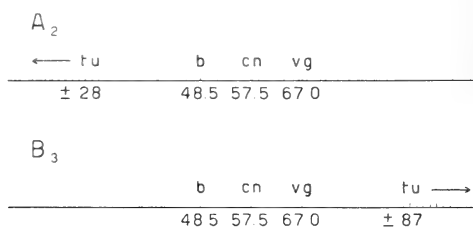


ABB. 4.

Lokalisation von *tu*-Zonen im II Chromosom bei A₂ und B₃.

melanome (wie z. B. 2—4% oder 10—15%) besitzen; während die 2 Ausgangsstämme durch einen Prozentsatz von 80% oder mehr oder, beziehungsweise, von 0% charakterisiert sind.

Das bedeutet, das Vorkommen von Austausch innerhalb einer Genereihe, die das Merkmal beeinflusst. Mit anderen Worten, spricht das zugunsten eines polygenischen Mechanismus, der polygenische Systeme voraussetzt.

Die Systeme müssen sich, wie gesagt, bei A2 ungefähr vom Locus 28 nach der linken Extremität um einen unbekannten Abstand erstrecken; bei B3 ungefähr vom Locus 85 bis zu einem etwas näheren Punkt weitergehen (Abb. 4).

Die Lokalisation solcher polygenischen Systeme wurde auch zytologisch geprüft. Vorläufige Resultate einer Analyse von Speicheldrüsenchromosomen haben gezeigt, dass keine Chromosomenmutationen im zweiten Chromosom zu beobachten sind, während dies oft lange ungepaarte Stücke zeigt, wie bei manchen interspezifischen Heterozygoten.

¹ Diese Angaben schliessen weitere Unterschiede zwischen A2 und B3 nicht aus.

Die Resultate erinnern an manchen Punkten, die der Untersuchung von GOLDSCHMIDT u. a. über das podoptera Effekt und die von DUBININ über die extraveins, beide bei *D. melanogaster*.

ZITIERTE LITERATUR

- DUBININ, N. P. 1948. *Experimental investigation of the integration of hereditary systems in the processes of evolution of populations*. Zhurn. Obshch Biol. 9: 203. (Übersetzung von Prof. I. M. Lerner.)
- GOLDSCHMIDT, R. B. et al. 1951. *The Podoptera effect in D. melanogaster*. Univ. of California Publ. in Zoology 55: 67.
- HARTUNG, E. W. 1950. *Inheritance of a Tumor in D. mel.* Journ. of Heredity 41: 269.
- HERSKOWITZ, J. H. a. W. J. BURDETTE. 1951. *Some genetic and environmental influences on the incidence of a melanotic tumor in Drosophila*. J. Exp. Zoology 117: 449.
- LERNER, J. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. Edinburgh and London.
- MATHER, K. 1942. *The balance of polygenic combinations*. J. of Genetics 43: 309.
-

Nº 20. **Georg Benz**, Zürich. — Zur Funktion einiger Sinnesorgane bei Larven von *Drosophila melanogaster*. (Mit 2 Textabbildungen.)

Die vorliegenden Untersuchungen wurden zum grössten Teil am entomologischen Institut der Universität Cambridge (England) ausgeführt und im Zoologisch vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich beendet. Herrn Prof. V. B. WIGGLESWORTH möchte ich für die Überlassung des Materials und für wertvolle Ratschläge meinen herzlichsten Dank aussprechen.

I. EINLEITUNG.

Drosophila melanogaster ist wohl das vielseitigst untersuchte Insekt. Trotzdem ist vieles aus der Biologie dieser Fliegen noch

unbekannt. In dem neuen, zusammenfassenden Werke „Biology of *Drosophila*“¹ werden zwar verschiedene larvale Sinnesorgane beschrieben; über deren Funktion wird jedoch nichts ausgesagt. Die Angaben in dem erwähnten Buche beziehen sich auf eine Arbeit von HERTWECK (1931), worin dieser den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* beschreibt. Die Sinnesphysiologie von *Drosophila*-larven ist nie untersucht worden. Alle Arbeiten in dieser Richtung wurden mit den Larven von Hausfliegen und Fleischfliegen gemacht (u. a. BOLWIG 1946, HAFEZ 1950). Die wichtigsten Sinnesorgane des Kopfsegmentes von *Drosophila*-larven sind nochmals untersucht und ihre Funktionen nach Möglichkeit bestimmt worden.

II. METHODEN

Zu den verschiedenen Untersuchungen wurden Larven, die kurz vor der Migrationsphase standen, verwendet. Die einzelnen Sinnesorgane konnten mit einem Mikrokauterisator zerstört werden. Alle Operationen wurden an narkotisierten Tieren unter dem Binokular ausgeführt; gleichzeitig sind auch die Kontrolltiere narkotisiert worden. Da *Drosophila melanogaster*-Larven auf trockenem Grunde nicht gut kriechen können, mussten sie auf feuchtem Filterpapier oder auf Agarböden geprüft werden.

Für die Geruchsteste wurde auf das Zentrum einer Glasplatte ein rundes Scheibchen Filterpapier ($\varnothing = 2$ cm) mit der Geruchsubstanz gelegt. Dieses Scheibchen wurde mit einem feuchten Filterpapierring umgeben und darauf geachtet, dass zwischen diesem und dem zentralen Scheibchen ein Zwischenraum von ca. 3 mm offen blieb. Larven, die auf dem feuchten Ring herumkrochen, verliessen diesen selten, falls man dafür sorgte, dass die richtige Feuchtigkeit bewahrt wurde (der Ring darf nicht zu nass sein). Bei negativer Reaktion zur Geruchsubstanz krochen die Larven zur Peripherie des Ringes; bei positiver Reaktion dagegen sammelten sie sich am Innenrand des Ringes oder wagten sich sogar zur Geruchsquelle hinüber.

Nach jedem Versuch musste die Glasplatte mit heissem Wasser gut gewaschen werden.

Morphologische Studien wurden an 6μ dicken Schnittpräparaten (Färbung: Hämalaun — Orange oder Hämalaun — Lichtgrün), an Frischpräparaten mit Methylenblaufärbung und an lebenden, mit Kohlendioxyd oder Aether narkotisierten Tieren gemacht. Zur Ergänzung und zum Vergleich wurden Larven von *Calliphora erythrocephala* und *Musca domestica* untersucht.

¹ Demerec edit. 1950.

III. DIE ORGANE DES KOPFSEGMENTES

1. Die Organe der Kopflappen

Die Organe der Kopflappen bilden je einen Antenno-Maxillar-Komplex (KEILIN 1915, HERTWECK 1931). Das Antennen-Ganglion (Abb. 1 a = A₁; Abb. 1 b = A₁, A₂) mit seinem Terminalorgan (AE) wird vom Oberschlundganglion her innerviert. Das Maxillar- und

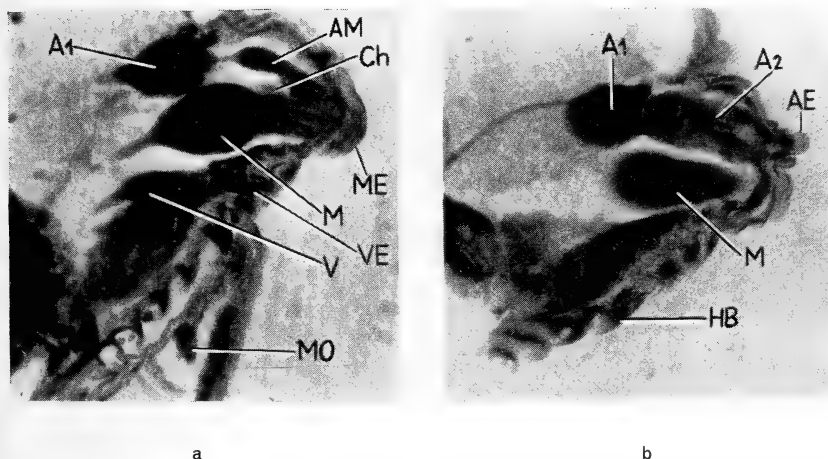


ABB. 1.

Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Antenno-Maxillar-Komplex einer Larve von *Drosophila melanogaster*. A₁, A₂ Antennenganglion; AE Terminalorgan des Antennenganglions; AM Antenno-Maxillar-Ganglion; Ch Chordotonalorgan; HB Hakenborstenplatte; M Maxillarganglion; ME Terminalorgan des Maxillarganglions; MO Mundorgan; V Ventralganglion; VE Ventralorgan.

das Ventral-Ganglion (M und V) mit ihren Terminalorganen (ME und VE) sind in Verbindung mit dem Unterschlund-Verbundganglion. Zwischen dem Antennen- und dem Maxillarganglion befinden sich zwei Chordotonalorgane (davon eines Abb. 1 a Ch). KEILIN (1915) fand in Larven verschiedener Familien cyclorhapher Dipteren (u. a. in *Muscidae* und *Drosophilidae*) ein sekundäres Ganglion, welches eine Verbindung zwischen dem Antennen- und dem Maxillarganglion bildet. HERTWECK (1931) erwähnt dieses Antenno-Maxillarganglion ebenfalls für *Drosophila melanogaster*

Abb. 1 a = AM), während BOLWIG (1946) berichtet, dass er keine solche Verbindung bei *Musca domestica* habe finden können. Das Terminalorgan von AM (das akzessorische Maxillarorgan, Abb. 2 = AME) besteht aus zwei Zapfen, die bei *Drosophila melanogaster* in das Terminalorgan des Maxillarganglions eingeschlossen sind. Nach BOLWIG sollen diese Zapfen nicht mit AM, sondern durch ein akzessorisches Ganglion mit dem Maxillarganglion verbunden sein. Dies stimmt sicher nicht. Abbildung 1 a zeigt deutlich, dass AM aus A_1 abzweigt. Die gleiche Situation wurde auch in Larven von *Musca* und *Calliphora* gefunden.

a) *Das Antennenorgan.*

Nachdem dieses Organ, das in einen glaskörperähnlichen Zapfen ausläuft (AE), von verschiedenen Autoren als Lichtsinnesorgan bezeichnet worden ist, konnte BOLWIG (1946) bei *Musca domestica* sehr präzise zeigen, dass es sich hier um ein Geruchsorgan handelt. Nach meinen Befunden gilt dies auch für *Drosophila*-larven. Wurden beide Antennenorgane mit dem Mikroauterisator vorsichtig zerstört, so verloren die Larven den Geruchssinn, nicht aber den Lichtsinn. Getestet wurden die Reaktionen der Larven auf die Gerüche von Bäckerhefe, Pfeifensaft (Tabakteer) und Butylamin. Die ersten beiden Gerüche wirken auf normale *Drosophila*-larven anziehend, der dritte abstossend. Wurde den Tieren nur eines der Organe entfernt, so waren die Larven noch in der Lage, die Quelle eines angenehmen Geruches zu finden, resp. einen abstossenden Geruch zu meiden.

Es wurde nun untersucht, welche Rolle der Geruchssinn im Leben der *Drosophilalarve* spielt. In Geruchstesten mit frischen Früchten (Apfel, Pfirsich, Banane, Orange, Citrone), Melasse und frischem Mais-Standardfutter zeigten die Tiere keine Reaktionen. Melasse, Maisfutter und alle Früchte wirkten hingegen positiv, wenn sie durch Hefe zur Gärung gebracht wurden; diese Reaktion war aber nicht stärker als bei reiner Hefe. Es schien daher wahrscheinlich, dass normalerweise vor allem die Hefegerüche wahrgenommen werden. Die Reaktion der *Drosophila*-larven zu den Gerüchen chemisch reiner Substanzen wurde getestet, um zu sehen, ob eine bestimmte Stoffgruppe besonders bevorzugt werde. Wie die Tabelle 1 zeigt, spielen die normalen Gärungsprodukte wie Äthanol und Essigsäure keine Rolle, ebensowenig Vitamin B₁,

welches für uns ähnlich wie Hefe riecht. Die schwach positive Reaktion auf Butylacetat zeigt, dass Fruchtaether eventuell doch eine positive Rolle spielen können. Aus welchem Grunde Eukalyptusoel und Pfeifensaft auf *Drosophilalarven* anziehend wirken, ist dem Autor vorläufig unerklärlich.

TABELLE 1.

Alkohole	Reakt.	Säuren	Reakt.	Verschiedene	Reakt.
Methyl-A.	0	Ameisen-S.	—	Ammoniak	—
Aethyl-A.	0	Essig-S.	0*	Pyridin	—
Butyl-A.	(—)	Propion-S.	(+)	Eukalyptusöl	+**
Amyl-A.	+	Butter-S.	+	Butylacetat	(+)
Capryl-A.	(—)	Capron-S.	(—)	Vitamin B ₁	0

Tabelle 1: Reaktion von *Drosophilalarven* auf die Gerüche verschiedener reiner Substanzen. + = positive, 0 = keine, — = negative, (+) (—) = schwache Reaktion. * = bei hoher Konzentration negativ. ** = bei hoher Konzentration treten Störungen ein, da die gesamte Larvenhaut gereizt wird.

Die Orientierungsmechanismen einer Larve in einem Duftfeld sind sehr einfach. Wie die Tabelle 2 zeigt, beschleunigt eine Larve ihre durchschnittliche Geschwindigkeit in einem positiven Duftfeld, während sie sich umgekehrt in einem negativen Geruchsfeld langsamer bewegt. Dies ist ein Beispiel von positiver und negativer Orthokinese (GUNN, KENNEDY and PILOU 1937). In einem angenehmen Duftfeld kriecht die Larve geradeaus, während sie in einem unangenehmen Duftfeld Suchbewegungen macht und einen unregelmässigen Weg verfolgt. Dieser zweite Mechanismus wird von GUNN et al. Klinokinese genannt. Beide Mechanismen wirken kombiniert. In einem zunehmenden Gradienten eines positiven Duftes wirkt fast nur die Orthokinese und die Larve kommt rasch vorwärts; umgekehrt wird in einem abnehmenden positiven Duftgradienten die Geschwindigkeit verlangsamt, und die Klinokinese bringt die Larve wieder in die richtige, direkte Stellung zur Duftquelle.

TABELLE 2.

Testgeruch	Reakt.	Geschwindigkeit in mm/min.	Differenz zu Kontrolle
Pyridin	—	27,4 ± 1,23	—3,8 signifikant
Ammoniak 5% . .	—	27,3 ± 2,31	—3,9* } nicht
» 1%	(—)	31,6 ± 1,33	—2,3 } signifikant
Capronsäure . .	(—)	31,2 ± 1,77	—2,7 }
Kontrolle		33,9 ± 1,12	
Hefe	+	38,9 ± 1,94	+5,0 } signifikant
Pfeifensaft . . .	+	41,5 ± 1,23	+7,6 }

Tabelle 2: Geschwindigkeit in mm/min von je 10 Larven in verschiedenen Geruchsfeldern. Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% beträgt t etwa 2,3. * In hohen Konzentrationen scheint Ammoniak besondere Nebenwirkungen zu haben, deshalb die starke Streuung.

b) Das Maxillarorgan und das Ventralorgan.

Das Maxillar- und das Ventralorgan sind von je einem Ast des gleichen, aus dem Suboesophagealganglion entspringenden Nervenstammes innerviert. Man erwartet, dass beide Organe Geschmacksfunktion haben. Diese Hypothese wurde von BOLWIG (1946) aufgestellt; er konnte sie aber nicht verifizieren. Da die

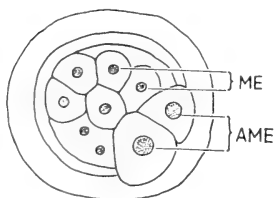


Abb. 2.

Terminalorgan des Antennen-Maxillarganglions (AME) und Terminalorgan des Maxillarganglions (ME). Halb schematisch.

Larven von *Musca* und *Calliphora* sehr schlechte „Schmecker“ sind, ist dies nicht ertaunlich. Sie zeigen keine Reaktion auf gesättigte Lösungen von Kochsalz oder Oxalsäure, während *Drosophila*-larven auf beide Substanzen schon bei schwächeren Konzentrationen negativ reagieren.

Das Maxillarorgan setzt sich aus 7 kleinen Zäpfchen zusammen (Abb. 2 ME). Da das aus zwei grösseren Zapfen bestehende Terminalorgan des Antennen-Maxillarganglions (Abb. 2 AME)

bei *Drosophila* im Maxillarorgan eingeschlossen ist, war es nicht möglich, nur AME resp. ME zu zerstören.

Für die Geschmacksteste wurden Petrischalen mit Agarböden verwendet. Die eine Hälfte eines solchen Testbodens war vorher mit 40%iger Kochsalz- resp. Oxalsäurelösung behandelt worden. Larven mit kauterisierten Maxillarorganen blieben auf der

geschmacklosen Seite der Arena; d. h. sie zogen sich zurück, wenn sie die salzige, resp. saure Agarfläche erreichten, hatten also ihren Geschmacksinn nicht verloren. Wurde den Larven nur das Ventralorgan zerstört, so blieb die Reaktion zu salzig oder sauer zwar negativ, jedoch nicht mehr sehr streng. Eine sehr schwache (aber immer noch negative) Reaktion zeigten die Larven, wenn sowohl die Maxillar- wie auch die Ventralorgane zerstört worden waren. Bei diesen Organen handelt es sich also ohne Zweifel um Geschmacksorgane. Es muss aber noch andere Geschmacksrezeptoren geben.

c) *Das Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions.*

Larven, die in einer Arena, deren Agarboden zur Hälfte glatt und zur Hälfte aufgeraut ist, herumkriechen, bleiben auf der rauhen Fläche oder kriechen darauf, falls sie diese zufällig erreichen. Meistens wenden sich die Larven brüsk zurück, wenn sie von der rauhen auf die glatte Fläche kommen. HERTWECK (1931) und STRASBURGER (1935) glaubten, dass der ganze Antenno-Maxillar-Komplex taktile Funktionen habe. Dies stimmt nur in beschränktem Ausmass. Der taktile Sinn der Larven wird etwas geschwächt, wenn das Maxillarorgan zerstört wird. Solche Tiere meiden immer noch die glatte Fläche der Arena, machen aber nicht mehr eine so bruske Wendung, sobald sie die Kopflappen auf die glatte Fläche gesetzt haben. Es könnte also sein, dass das im Maxillarorgan eingeschlossene Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions taktile Funktion hat; seine Innervierung vom Antennen-ganglion her würde dieser Funktion recht gut entsprechen.

d) *Die Chordotonalorgane des Antenno-Maxillar-Komplexes.*

Sicher wird der leichteste Druck auf die Kopflappenorgane auch auf die Chordotonalorgane (Abb. 1 a Ch), die zwischen dem Antennen- und dem Maxillarganglion ausgespannt sind, übertragen. Beim Kriechen presst die Larve ihre Kopflappen fest auf die Unterlage. Tiere ohne Kopflappen bewegen sich nur träge. Nach starker Kauterisation dieser Lappen beobachtet man auch oft eine tonische Kontraktion des Rückens und unkoordinierte Kriechbewegungen. Die Beobachtungen lassen die Hypothese zu, dass die Chordotonalorgane der Kopflappen zur Stimulation und Koordination der Kriechbewegungen beitragen.

2. Die Mund- und Pharynx-Sinnesorgane.

Lage wie auch Innervation der Mundorgane (Abb. 1 MO) und der Pharynxsinnesorgane deuten auf Geschmacksorgane hin. (Einzelheiten bei HERTWECK 1931.)

Es ist bereits erwähnt worden, dass Larven, bei denen sowohl die Maxillar- wie auch die Ventralorgane zerstört worden waren, immer noch eine schwache Reaktion auf Kochsalz und Oxalsäure gezeigt haben. Diese Reaktionen hörten aber ganz auf, wenn auch die Mundorgane auf der Unterlippe zerstört wurden.

Dass die Pharynxorgane ebenfalls Geschmacksfunktion haben, ist sehr wahrscheinlich. In einer Testarena mit zur Hälfte süßem Agarboden konnte keine ausgeprägte Bevorzugung der süßen Hälfte beobachtet werden. Trotzdem fressen *Drosophila*-larven auf süßem Futter mehr und wachsen schneller als auf relativ geschmacklosem, oder gar saurem oder bitterem Futter. Diese Ergebnisse konnten durch die in Tabelle 4 eingetragenen Fütterungsversuche bestätigt werden. Die Kontrolltiere bekamen eine Karminaufschwemmung auf Filterpapier zu fressen; die Testtiere eine solche Aufschwemmung mit verschiedenen Zusätzen. Die Ergebnisse deuten an, dass die Geschmacksqualität süß von den inneren Pharynx-Sinnesorganen wahrgenommen wird.

TABELLE 4.

Karminaufschwemmung mit	Fütterungsdauer in Std.	Zustand des Verdauungs- traktes
Kontrolle	2	ganz gefüllt
Hefeaufschwemmung .	2	» »
Zucker	1,5	» »
Citronensäure	5	nur teilweise gefüllt
Chinin	5	» » »

Tabelle 4: Aufnahme von Karmin mit verschiedenen Zusätzen in den Verdauungstraktus.

IV. ZUSAMMENFASSUNG.

1. Es wird eine kurze Übersicht über die Sinnesorgane des Kopfsegmentes von *Drosophila melanogaster*-Larven gegeben. Das

VON KEILIN (1915) und HERTWECK (1931) beschriebene, von BOLWIG (1946) aber abgestrittene Antenno-Maxillar-Ganglion existiert.

2. Das Antennenorgan ist ein Geruchsorgan. Frischhefe liefert, unter den im natürlichen Nährsubstrat vorkommenden Substanzen, den anziehendsten Geruch. Orientierungsmechanismen sind Orthokinese und Klinokinese.
3. Das Maxillar-, das Ventral-, das Mundorgan und die Pharynx-Sinnesorgane haben Geschmacksfunktion. Süßes Futter wird rascher aufgenommen als geschmackloses.
4. Das Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions hat wahrscheinlich taktile Funktion.
5. Die Chordotonalorgane des Antenno-Maxillar-Komplexes scheinen zur Stimulation und Koordination der Kriechbewegungen beizutragen.

V. LITERATURVERZEICHNIS

- BOLWIG, N. 1946. *Sense and sense organs of the anterior end of the house-fly larvae*. Vidensk. Medd. naturh. Foren. 109: 82.
- GUNN, D. L., KENNEDY, J. S. and D. P. PIELOU. 1937. *Classification of taxes and kineses*. Nature 140: 1064.
- HAFEZ, M. 1950. *On the behaviour and sensory physiology of the house-fly larva, Musca domestica L.* Parasitol. 40: 215.
- HERTWECK, H. 1931. *Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster Meig.* Z. wiss. Zool. 139: 559.
- KEILIN, D. 1915. *Recherches sur les larves des Diptères Cyclorhaphes*. Bull. scient. France et Belg. 49: 15.
- STRASBURGER, E. H. 1935. *Drosophila melanogaster Meigen. — Eine Einführung in den Bau und die Entwicklung*. Julius Springer Berlin.
-

N^o 21. **Dieter Burckhardt**, Sempach. — Über Unterschiede in der Dunenzahl von Meisennestlingen aus England und aus der Schweiz ¹. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen.

(Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach.)

Junge Singvögel verlassen das Ei nackt oder mit einem schütterten Kleid von Nestlingsdunen bedeckt. Ob die Nestlinge nackt sind oder ob in bestimmten Fluren Federanlagen zu Neoptilen ausgewachsen ist arttypisch festgelegt. Die Zahl der Neoptile innerhalb einer Art ist aber grossen Schwankungen unterworfen (BURCKHARDT 1954). Es schien wertvoll, die Dunenzahl einiger nahe verwandter Arten und Unterarten (sympatric species) genauer anzusehen.

TABELLE 1.

Zahl und Herkunft der untersuchten Vögel.

Art	Anzahl	Herkunft
Kohlmeise	34	Basel
<i>Parus m. major</i> L.	42	Sempach, Knutwil
<i>Parus m. newtoni</i> PRAZAK	60	Oxford
Blaumeise	13	Basel
<i>Parus c. caeruleus</i> L.	7	Knutwil
<i>Parus c. obscurus</i> PRAZAK	90	Oxford
Tannenmeise		
<i>Parus ater britannicus</i> SHARPE & DRESSER	19	Oxford
Sumpfbeise		
<i>Parus palustris dresseri</i> STEJN	7	Oxford

Dazu sind die Nestlinge unserer Meisenarten besonders geeignet. Die Meisen sind häufige Vögel und brüten mit Vorliebe in Nistkästen. Deshalb können die Neoptile leicht an einer genügend grossen Zahl von Nestlingen ausgezählt werden.

¹ Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung.

TABELLE 2.

Die Zahl der Neoptile von Kohl-, Blau-, Tannen- und Sumpfmeise.

n = Anzahl Fälle, M = arithmetisches Mittel, σ = Streuung,

V = Variationskoeffizient, r = rechts, l = links.

Art	Flur	n	M	σ	V	Neoptile total
Kohlmeise Oxford	Rücken r	60	4.68	1.096	23.40	44.29
	» l		4.63	1.104	23.83	
	Schulter r		5.98	0.688	11.49	
	» l		5.90	0.774	13.12	
	Stirn r		6.47	0.892	13.79	
	» l		6.37	0.901	14.15	
	Nacken r		3.30	0.462	14.00	
	» l		3.32	0.468	14.11	
Basel	Rücken r	34	3.94	0.651	16.56	35.79
	» l		3.91	0.742	18.97	
	Schulter r		5.56	0.613	11.00	
	» l		5.50	0.707	12.86	
	Stirn r		5.56	0.561	10.10	
	» l		5.50	0.826	15.01	
	Nacken r		2.97	0.285	9.58	
	» l		2.97	0.285	9.59	
Sempach	Rücken r	42	3.55	0.929	26.19	34.69
	» l		3.50	0.931	26.59	
	Schulter r		5.57	0.501	8.99	
	» l		5.50	0.552	10.83	
	Stirn r		5.14	0.720	14.08	
	» l		5.21	0.565	10.83	
	Nacken r		3.00	0.221	7.03	
	» l		2.98	0.269	9.05	
Blaumeise Oxford	Rücken r	90	0.11	0.373	335.73	25.16
	» l		0.12	0.384	314.24	
	Schulter r		2.41	1.207	50.06	
	» l		2.22	1.224	55.08	
	Stirn r		6.63	1.212	18.30	
	» l		6.62	1.213	18.32	
	Nacken r		3.48	0.706	20.30	
	» l		3.51	0.707	20.14	
Basel	Rücken r	13	—	—	—	20.58
	» l		—	—	—	
	Schulter r		1.38	1.461	105.53	
	» l		1.31	1.182	82.75	
	Stirn r		5.77	0.928	16.08	
	» l		5.77	0.928	16.08	
	Nacken r		2.92	0.862	30.18	
	» l		3.08	1.038	33.73	
Sempach	Rücken r	8	—	—	—	25.63
	» l		—	—	—	
	Schulter r		3.63	1.923	53.40	
	» l		3.25	1.389	43.64	

Art	Flur	n	M	σ	V	Neoptile total
Tannenmeise Oxford	Stirn r	19	6.00	0.757	12.25	25.52
	» l		6.00	0.926	15.44	
	Nacken r		3.36	0.775	23.07	
	» l		3.36	0.775	23.07	
	Rücken r		0.95	1.025	108.08	
	» l		1.05	0.972	92.34	
	Schulter r		1.79	1.084	60.51	
	» l		1.74	1.045	60.17	
Sumpfmeise	Stirn r	7	5.16	0.688	13.34	39.00
	» l		5.11	0.567	11.11	
	Nacken r		3.79	0.535	14.12	
	» l		3.84	0.602	15.67	
	Rücken r		4.00	0	0	
	» l		4.00	0	0	
	Schulter r		5.86	0.378	6.45	
	» l		5.57	0.534	9.58	
	Stirn r		5.86	0.378	6.45	
	» l		5.71	0.488	8.54	
	Nacken r		4.00	0	0	
	» l		4.00	0	0	

Die Zählung wurde mit Hilfe einer Uhrmacherlupe im Felde am lebenden Vogel durchgeführt. Folgende Arten wurden untersucht (Tab. 1). Bei einer Art variiert nicht nur die Zahl der Neoptile, sondern auch ihre Stellung innerhalb der Flur. Im Folgenden lassen wir die Stellung unberücksichtigt und beschränken uns auf die Betrachtung der Neoptilzahl.

Wie Tabelle 2 zeigt sind die Unterschiede in der Neoptilzahl zwischen den 4 Meisenarten nicht sehr gross, aber doch deutlich. Allerdings kann der Unterschied zwischen zwei Arten in einer Flur wegfallen, wie z.B. auf der Stirn von Kohlmeise und Sumpfmeise. Bei jeder Art ist die Zahl der Dunen beträchtlichen Schwankungen unterworfen. Auch bei einem Individuum ist häufig die Neoptilzahl in der gleichen Flur auf der linken und rechten Körperseite verschieden gross. Der Variabilitätskoeffizient ist für die einzelnen Fluren verschieden. Er steht weder in Zusammenhang mit der Zahl der Neoptile, noch in Abhängigkeit von der Lage der betr. Flur auf dem Körper.

Von Kohl- und Blaumeise konnten Vertreter verschiedener geographischer Rassen untersucht werden. Zwischen den beiden Gruppen von *Parus m. major* einerseits und den untersuchten

Individuen von *Parus m. newtoni* findet sich ein statistisch signifikanter Unterschied in der Dunenzahl (Tab. 3). Die Nestlinge aus Oxford besitzen mehr Nestlingsdunen als die jungen Kohlmeisen aus der Umgebung von Basel und Sempach (Abb. 1). Bei der Blaumeise schienen die Verhältnisse nach der Analyse der Vögel von Oxford und Basel gleich zu liegen (Abb. 1). Die jungen Blau-

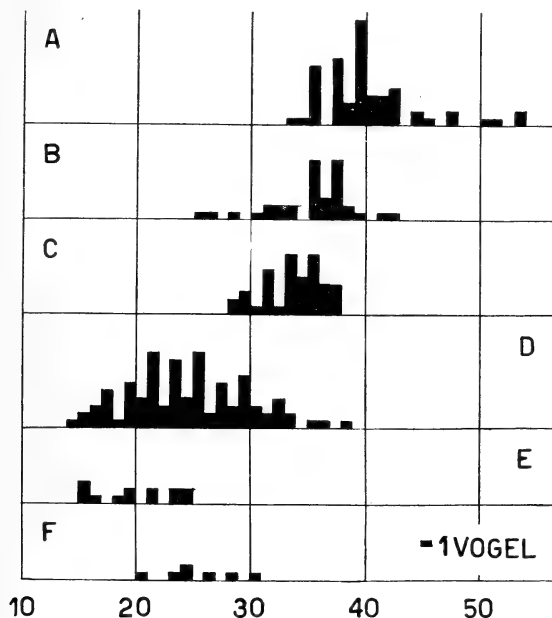


ABB. 1.

Unterschiede in der Neoptilzahl von Kohl- und Blaumeisennestlingen.

A. *Parus m. newtoni* von Oxford, B. *Parus m. major* von Basel, C. *Parus m. major* von Sempach, D. *Parus c. obscurus* von Oxford, E. *Parus c. caeruleus* von Basel, F. *Parus c. caeruleus* von Knutwil.

meisen von Basel haben ebenfalls weniger Neoptile als diejenigen von Oxford. Dagegen besitzen die Nestlinge einer Blaumeisenbrut von Knutwil gleich viele Nestlingsdunen wie die Jungmeisen von Oxford. Da aber nur eine Brut untersucht werden konnte, wäre es möglich, dass diese Vögel besonders viele Neoptile aufgewiesen haben, und dass bei einer grössern Zahl von Nestlingen sich eine mittlere Dunenzahl ergibt, die den Basler Verhältnissen entspricht.

Die vorliegenden Resultate erlauben keine weitgehenden Schlüsse. Vor allem wäre eine zu grosse Betonung der Unterschiede

zwischen *Parus m. major* und *Parus m. newtoni* gefährlich. Um Unterschiede zwischen den beiden Unterarten sicher nachzuweisen, dürfen die untersuchten Individuen nicht nur von einem oder zwei Orten des Verbreitungsgebietes stammen. Das gilt besonders für eine Gruppe, die so stark zu lokalen Unterschieden neigt, ohne dass man diesen Gruppen subspezifischen Charakter zuzuerkennen vermöchte (DELACOUR et VAURIE 1950). Trotzdem möchten wir 2 Punkte hervorheben.

1. Die Unterschiede in der Neoptilzahl zwischen den 4 nahe verwandten Arten, die auch ökologisch nur geringe Unterschiede aufweisen (GIBB 1954, HARTLEY 1953, SNOW 1954 b), ist bemerkenswert.

TABELLE 3.

Die Sicherung des Mittelwertes der Neoptilzahl von Parus m. major und Parus m. newtoni. D = Differenz zweier arithmetischer Mittel.

		Vergleich der Kohlmeisen von Basel und Oxford				— von Sempach und Oxford		
		D	99.73%	99%	98%	D	99.73%	99%
Rücken	r	0.7427	0.6156	0.3666	0.3566	1.1357	0.6222	0.3769
»	l	0.7215	0.6357			1.1333	0.6252	
Schulter	r	0.4245				0.4119	0.3723	
»	l	0.4				0.4		
Stirn	r	0.9078	0.4959	0.3666	0.3566	1.3237	0.4986	0.3769
»	l	0.8666	0.8554			1.1523	0.4683	
Nacken	r	0.3265	0.2622			0.3000	0.2367	
»	l	0.3431	0.2607			0.3404	0.2409	

2. Falls die vermuteten Unterschiede der europäischen Rassen von Kohl- und Blaumeise wirklich in dem Sinne bestehen, dass die englischen Rassen mehr Neoptile verglichen mit der Nominatform besitzen, so ist das darum interessant, weil sich bei beiden Arten die Rassen auch in Bezug auf andere Merkmale (Pigmentierung, Schwanzlänge, Tarsuslänge usw) gleichsinnig verändern (SNOW 1954 a). Der Verdacht liegt auf der Hand, einen Zusammenhang zwischen diesen Unterschieden und den Veränderungen im Mittelwert der Dunenzahl zu suchen. Das besonders, weil eine primäre Funktion der Neoptile bis heute noch nicht nachgewiesen werden

konnte. Leider wurde bis heute dem Zustand des Federkleides im Schlüpfmoment bei den Passeriformen nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt. Gerade eine Untersuchung der Neoptilzahl innerhalb des weitverbreiteten Genus *Parus* müsste für das Verständnis des Nestlingskleides der Passeriformen überhaupt wichtige Aufschlüsse bringen.

LITERATUR

- BURCKHARDT, D. 1954. *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Rev. suisse Zool. 61: 551-633.
- DELACOUR, J. et C. VAURIE. 1950. *Les Mésanges charbonnières*. Oiseau 20: 91-121.
- GIBB, J. 1954. *Feeding Ecology of Tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest*. Ibis 96: 513-543.
- HARTLEY, P. H. T. 1953. *An ecological study of the feeding habits of the English titmice*. J. Anim. Ecol. 22: 261-288.
- SNOW, D. W. 1954a. *Trends in geographical variation in Palaearctic members of the genus Parus*. Evolution 8:19-28.
- 1954b. *The habitats of Eurasian Tits (Parus spp.)*. Ibis 96: 565-585.

N^o 22. **W. Nef**, Bern. — Beobachtungen über den Bezug des Schlafplatzes beim Star (*Sturnus vulgaris* L.).

Mit 3 Textabbildungen.

In dem Naturreservat Elfenau bei Bern übernachten alljährlich im Frühling und Herbst in einem etwa zweihundert Meter langen Schilffleck, der teilweise von freistehenden Bäumen und Wald umgeben ist, tausende von Staren. Ungefähr zweihundert Meter vom Schilf entfernt steht auf einer kleinen Anhöhe eine auffällige Gruppe grosser Bäume. Auf diesen sammeln sich im allgemeinen die aus der weitem Umgebung ankommenden Starenflüge, bevor sie in das Schlafquartier einfallen.

Die Grösse der Schlafgesellschaft unterliegt bedeutenden jahreszeitlichen Schwankungen (Abb. 1). Im Frühling

und Herbst herrscht Hochbetrieb, im Sommer und Winter geht der Besuch des Schlafplatzes sehr stark zurück und fällt für einige Zeit oft gänzlich aus. Eine augenfällige Beziehung zur Jahreszeit zeigt auch die Zeit des Einfluges ins Schilf (Abb. 1). Da sich der Einflug über längere Zeit hinziehen kann, wurden den Kurven die geschätzten durchschnittlichen Einflug-

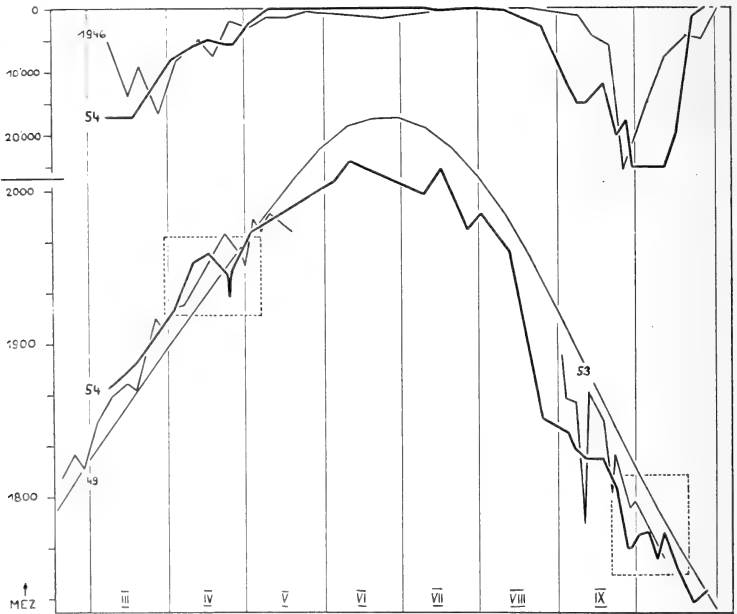


ABB. 1.

Einflugszeit und Grösse der Schlafgesellschaft im Jahresverlauf.

Unten: Durchschnittliche Einflugzeiten ins Schilf für 1954, Frühling 1949 und Herbst 1953. Abszisse: Monate; Ordinate: Mitteleuropäische Zeit (MEZ). — Durchgehende dünne Kurve: theoretischer Sonnenuntergang für Beobachtungsort (Bern). Punktiert umrandete Bereiche entsprechen Abb. 2.

Oben: Geschätzte Anzahlen der Stare für 1946 und 1954.

zeiten zugrunde gelegt. Diese folgen im grossen und ganzen dem Sonnenuntergang, so dass der Sommereinflug bis zu drei Stunden später als der Wintereinflug stattfindet. Damit wird wahrscheinlich, dass der wesentliche Faktor für den Bezug des Nachtquartiers die Helligkeit ist. (Literatur über Zurruhegehen, Einschlafen und Erwachen der Vögel bezüglich Helligkeit siehe ASCHOFF, 1954).

Verfolgt man die Einflugszeit der Stare im einzelnen, so zeigen sich auffallende Unregelmässigkeiten in ihrem Verlauf (punktiert

umrandete Bereiche der Abb. 1!, vergrössert als Abb. 2). Betrachten wir die nähern Umstände, vorerst das Wetter (siehe Text zu Abb. 2). Die beiden Früheinflüge der gezeichneten Herbstphase und der extreme Früheinflug der Frühlingsphase lassen sich zwangslos aus den Wetterverhältnissen erklären; dies gilt jedoch nicht für die, dem bereits betrachteten, vorangehenden Frühlings-

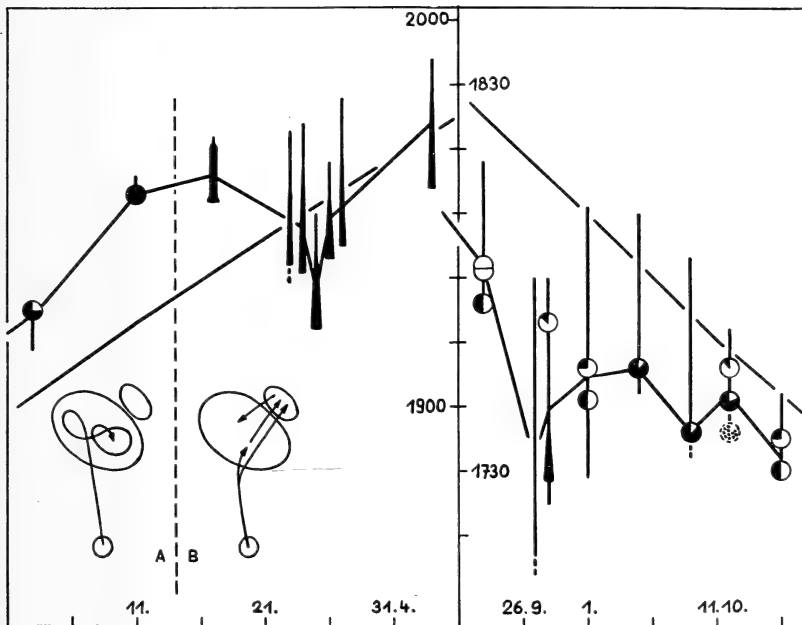


ABB. 2.

Zur Deutung der Unregelmässigkeiten in der durchschnittlichen Einflugzeit (punktiert umrandete Bereiche der Abb. 1 (1954)).

Senkrechte Striche: Einfugdauer (punktierte Enden: Beginn früher, nicht festgestellt), Verdickungen: grössere Einfugdichte. Kreise: Schwärme von mindestens 1000 Individuen; schwarze Kreisfläche: zahlenmässiger Anteil des Schwarmes von der gesamten Schlafgesellschaft. — Schemata für Einfugverhalten (unten links): Erklärung in Abb. 3.

Wetter: links: am 26.4. während ganzer Einfugdauer Regen, später starkes Gewitter; am 17.4. zeitweise leichter Niederschlag (Graupeln); übrige Abende ohne Niederschlag. rechts: am 27.9 während Einfug kräftige Regenschauer, sehr starker Westwind, ab Einfallende starker Dauerregen; am 28.9. seit Mitte Nachmittag fast pausenloser, gleichmässig ausgiebiger Regen; übrige Abende ohne Niederschlag.

Einfugverhalten (links): A: Abflug der Hauptmasse in einem Schwarm, nach Flugspielen direktes und endgültiges Einfallen ins Schilf. B: Abflug in kleineren Schwärmen innerhalb längerer Zeit, ohne Flugs Spiele Besetzen des Schilfs und der Randbäume; lebhaftes Hinundher zwischen Schilf und Bäumen bis zum endgültigen Absetzen im Schilf. (12.10: normaler Abflug von Sammelbäumen (punktierte Kreis), jedoch verzögerter Einfug ins Schilf; Ursache unbekannt.)

(Grösse der Schlafgesellschaft in beiden Perioden \pm konstant: links etwa 5—8000 (exkl. 3.5: 2500), rechts 20—25'000 Individuen.)

tage. Es ist wohl naheliegend, den wirksamen Wetterfaktor wiederum in den veränderten Helligkeitsbedingungen zu suchen. Verschiedene Beobachtungen widersprechen jedoch dieser Annahme weitgehend und lassen eher eine Reaktion der Vögel auf starke Niederschläge oder diesbezügliche Vorzeichen vermuten.

Aufschlussreich ist ferner die Untersuchung der Art und Weise des Einfluges ins Schlafquartier (Text und Abb. 2, links). Dabei zeigt sich im dargestellten Frühlingsbereich ein grundlegender Wechsel im Einflugverhalten innerhalb weniger

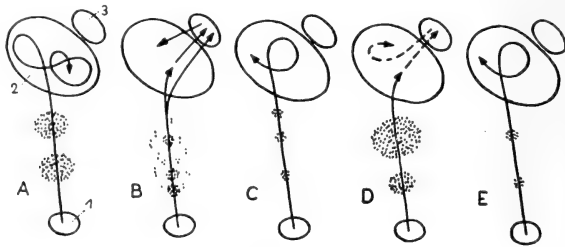


ABB. 3.

Das Einflugverhalten im Jahresverlauf (übereinstimmende Beobachtungen der Jahre 1949 (A—C), 1953 (C—E) und 1954 (A—E)).

- 1 = Sammelbäume.
2 = Schlafplatz (Schilf).
3 = Bäume an Schilfrand.

- A, B: Frühling.
C: Sommer.
D: Herbst.
E: Winter.

Pfeile: Bewegungen der einfliegenden Schwärme; mehrfach verschlungen: Flugspiele; eine Schlinge: einige Schleifen ohne Flugspielcharakter. Pfeilspitzen: Einfallen in Schilf oder Bäume. — Punktschwärme: Gruppierungsform beim Einflug, zum Beispiel B: teils in kleineren Schwärmen, teils einzeln und in Paaren; D: Hauptmasse in einem grossen Schwarm.

Tage; dieser Wechsel stellt aber offensichtlich die Ursache für die nicht wetterbedingte, andauernde Vorverlegung des Einfluges nach dem 11. April dar.

In diesem Zusammenhang ist auch der Einflug am 27.9., bei extrem schlechtem Wetter, interessant. Die Stare flogen in zu dieser Zeit ungewöhnlich kleinen Schwärmen und während langer Zeit ein; offenbar erfolgte lediglich der normale Zusammenschluss bis zu einigen hundert Individuen in den engeren Tagrevieren, jedoch keine sekundäre Vereinigung zu grösseren Verbänden auf den schilfnahen Sammelbäumen. Durch besondere Wetterverhältnisse kann also neben der Einflugzeit auch das Einflugverhalten wesentlich abgeändert werden. Ob hierbei der frühere Einflug lediglich eine Folge dieser zeitsparenden Einflugform darstellt, ist noch unsicher.

Der geschilderte Wechsel des Einflugverhaltens im Frühling 1954 ist nun keineswegs eine zufällige, abnorme Erscheinung. Die Beobachtungen aus mehreren Jahren zeigen, dass solche Wechsel jahresrhythmisch auftreten (Abb. 3). Im Frühling, mit Einsetzen des Massenbetriebes am Schlafplatz, erfolgt der Einflug in ein bis wenigen grossen Schwärmen, nachdem diese über dem Schilf einige Schleifen mit blitzartigen Wendungen und Verformungen der Schwarmgestalt ausgeführt haben. Später, ungefähr zu Beginn der Brutzeit, lockert sich die Einflugformation zu vielen Einzelnen und sich jagenden Paaren und Dreiergruppen sowie Flügen bis zu mehreren hundert Individuen auf, wobei die Bäume des Schlafplatzrandes in eine auffällige Herumfliege-Aktivität einbezogen werden. Im Sommer fliegt die ohnehin stark reduzierte Schlafgesellschaft in kleinen Flügen nach einigem Kreisen ein. Während des Massenbesuchs im Herbst wird wiederum in ein bis wenigen grossen Schwärmen eingeflogen. Flugspiele und sekundäres Auffliegen sind dabei viel weniger ausgeprägt als im Frühling. Der Wintereinflug vollzieht sich, sofern überhaupt Stare am Schlafplatz erscheinen, in wenigen Flügen von einigen Individuen.

Zusammenfassend stelle ich mir die Steuerung des Einfluges folgendermassen vor: Die durchschnittliche Zeit des Einfluges folgt ungefähr der Zeit des Sonnenunterganges. Der primäre Steuerfaktor für den Einflug ist somit höchst wahrscheinlich der Helligkeitswechsel. Wetterbedingte, wesentliche Unterschiede in der Helligkeit aufeinanderfolgender Abende kommen aber in der Einflugzeit nicht unbedingt zum Ausdruck, falls relativ dunkle Abende nicht zugleich starke Niederschläge aufweisen. Daraus lässt sich schliessen, dass die Helligkeitsverhältnisse wohl die Zeitmarke für den Einflug liefern, jedoch keinen eigentlichen Auslöser dafür enthalten; so können die wetterbedingten Helligkeitsschwankungen mittels des Zeitsinnes ausgeglichen werden. Die tatsächliche Existenz einer solchen, zuverlässigen „inneren Uhr“ beim Staren kommt in Versuchen von KRAMER (1950) überzeugend zum Ausdruck. Da der allgemeine Einflugverlauf aber eben dem Sonnenuntergang folgt, unterliegt demnach die Zeitmarke für den Einflug einer steten Verschiebung durch die mittlere Helligkeit bei Sonnenuntergang. Und schliesslich werden die so erhaltenen „theoretischen Einflugzeiten“ durch weitere Faktoren modifiziert. Die Wetterverhältnisse und die jahresrhythmischen Wechsel im Einflug-

verhalten wurden bereits als solche erkannt, weitere sind zu vermuten.

Könnte beispielsweise nicht auch der Bezug des Schlafplatzes in grossen Schwärmen zu Unregelmässigkeiten führen? — HORSTMANN (1953) stellte fest, dass die Schwärme nicht durch bestimmte Individuen geführt werden, sondern dass beliebige Individuen Schwarmbewegungen auslösen können. Ferner field SCHUSTER (1949) an einem Mäusebussard-Schlafplatz das sehr regelmässige Eintreffen der einzelnen Tiere, jedoch bei sehr grossen individuellen Unterschieden in der Einflugzeit auf. Falls solche individuelle Gangunterschiede der innern Uhr auch bei Staren auftreten, könnte ein grosser Schwarm durch ein paar wenige, frühgestimmte Tiere zu einer Zeit ins Schilf mitgerissen werden, die keineswegs der durchschnittlichen Einfalltendenz entspräche. Man kann tatsächlich nicht selten beobachten, dass ein paar Stare aus einem über dem Schilf kreisenden, offensichtlich noch nicht einflugbereiten Schwarm einfallen, wodurch der Schwarm mitgerissen wird; manchmal allerdings findet die Splittergruppe keine Gefolgschaft. Die Form des ungeselligen, von Artgenossen weitgehend unabhängigen Einzelfluges zum Schlafplatz, etwa der Amsel, *Turdus merula* (HEYDER 1933), wäre deshalb für die Analyse der die Einflugzeit beeinflussenden äussern Faktoren grundsätzlich geeigneter. Andererseits bringen aber normalerweise die tagesrhythmisch bedeutsamen Bewegungen grosser Schwärme die durchschnittlichen Tendenzen tausender von Individuen zeitlich genau und eindrucklich zur Geltung.

LITERATUR

- ASCHOFF, J. 1954. *Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik*. Naturwiss. 41: 49-56.
- HEYDER, R. 1933. *Das Zuruhegehen der Amsel, Turdus merula L., in seinem Verhältnis zur Tageshelle*. Mitt. d. Ver. sächs. Ornithol. 4: 57-81.
- HORSTMANN, E. 1953. *Form und Struktur von Starenschwärmen*. Zool. Anz. Suppl. 17: 153-159.
- KRAMER, G. 1950. *Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren*. Naturwiss. 37: 377-78.
- Stare (*Sturnus vulgaris* L.) lassen sich auf Himmelsrichtungen dressieren. Naturwiss. 37: 526-27.

SCHUSTER, L. 1949. *Beobachtungen über Aufsuchen und Verlassen des Schlafplatzes beim Mäusebussard (B. buteo), nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über das Zurruhegehen der Vögel*. Ornithologie als biologische Wissenschaft (Festschrift Stresemann).

Nº 23. **W. Geiger**, Bern. — Elektronenoptische Untersuchungen am Salmonidensperma¹.
Mit 4 Textabbildungen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.)

EINLEITUNG

Obwohl schon verschiedene Arbeiten über den Feinbau des plasmatischen Anteils des Salmonidenspermiums erschienen sind, ist bis heute die Frage nach dem Äquivalenzgrad dieser Befunde noch offen geblieben.

Im Spermaliquor sind die Samenzellen der Salmoniden noch unbeweglich. Erst beim Laichakt, wenn sie ins Wasser gelangen, machen sie eine kurzfristige Bewegungsphase durch. ROETHELI und ROTH (1950) fanden an Forellen- und Felchensperma, das während seiner Bewegungsphase aus Seewasser, dem natürlichen Laichmilieu, fixiert worden war, im Elektronenmikroskop sogenannte „Kinoplasmabläschen“. Die Autoren nahmen an, dass diese in regelmässigen Abständen auf der Längsachse des Spermaschwanzes verteilten blasigen Anschwellungen des Zytoplasmas in funktionellem Zusammenhang mit der Bewegung der Spermien stünden.

Diesem Befund stehen Beobachtungen mittelst Phasenkontrastmikroskop über das Verhalten von Salmonidenspermien in isoto-

¹ Ausgeführt mit Unterstützung der Eidg. Kommission zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung aus Arbeitsbeschaffungsmitteln des Bundes.

nischen und hypotonischen Medien gegenüber (FISCHER, HUG und LIPPERT 1952; HUG, LIPPERT und FISCHER 1953), wonach die Kinoplasmabläschen Produkte osmotischer Schwellung und beginnender „Plasmolyse“ wären. Andere, von ROETHELI und ROTH (*l. c.*) und ROETHELI, ROTH und MEDEM (1950) innerhalb der Plasmahülle festgestellte fadenförmige, plasmatische Strukturen mit undeutlicher Querstreifung werden von FISCHER, HUG und LIPPERT als „Antrocknungsrän der“ betrachtet. LOWMAN (1953) deutet die „Kinoplasmabläschen“ ebenfalls als Artefakte, „weil ROETHELI und ROTH ihre Existenz nicht mit allen angewendeten Fixierungsmethoden nachweisen konnten“.

HUG und LIPPERT (1951) halten die am Spermaschwanz der Salmoniden beobachteten, vermutlich auf osmotischer Schwellung beruhenden Vorgänge für vergleichbar mit Schwellungserscheinungen anderer tierischer Zellen (z. B. Blutzellen) und Zellbestandteilen (z. B. Mitochondrien) im hypotonischen Milieu. In der Tat weisen die von WEBER (1954) als „blisters“ beschriebenen, an der Oberfläche von Mitochondriengranula befindlichen Bläschen auffallend starke Ähnlichkeit mit den „Kinoplasmabläschen“ am Spermien Schwanz auf.

Die an den Befunden von ROETHELI und ROTH geübte Kritik veranlasste uns, die Resultate zu überprüfen und zu versuchen, durch Anwendung verschiedenartiger Behandlungs- und Fixierungsmethoden zum bessern Verständnis der Feinstruktur des Spermien Schwanzes und im besonderen seiner plasmatischen Hülle beizutragen.

MATERIAL UND METHODEN.

Zur Untersuchung wurde reifes Sperma der Bachforelle (*Salmo fario L.*) aus dem Glütschbach (Berner Oberland) und der Bondelle (*Coregonus sp.*), eines Felchens aus dem Bielersee verwendet. Die Tiere wurden lebendfrisch in den Monaten Dezember und Januar 1954/55 in den staatlichen Fischzuchtanstalten Faulensee und Ligerz gestreift¹ und das Sperma wenige Stunden nach der Gewinnung verarbeitet (Aufbewahrungstemperatur zwischen 1° und 6° C). Die Fixierung erfolgte entweder direkt oder nach kurzer

¹ Ich möchte an dieser Stelle Herrn Dr. H. ROTH, Fischereiadjunkt der Forstdirektion des Kantons Bern, der uns in freundlicher Weise das Untersuchungsmaterial verschafft hat, herzlich danken.

Vorbehandlung mit hypotonischen oder isotonischen Lösungen vor Ende des Ablaufs der Bewegungsphase. Fixiert wurde während 10 Minuten im Vibrator, mit nachfolgendem Auswaschen in a.dest. durch mehrmaliges Zentrifugieren der Suspension, worauf ein kleiner Tropfen der sehr verdünnten Suspension auf der Formvar-Trägerfolie aufgetrocknet wurde. Als Vorbehandlungsmedien wurden verwendet: 1. a.dest., 2. Bielersee- resp. Thunerseewasser, 3. Komplexon III 10^{-3} m, 4. Isotonische Kochsalzlösung 0.13 m, 5. Isotonische Mannitlösung 0.24 m, 6. Isotonische Saccharose-lösung 0.29 m, 7. Glycerin konz. resp. 50%, 8. Fruchtwasser der entsprechenden Fischart. Als Fixierungsmittel dienten: 1. Formalin 4% resp. 8%, 2. Osmiumtetroxyd 2% und Phosphatpuffer 1:1, und Osmiumtetroxyd 2% und Veronalacetatpuffer 1:1 nach PALADE 1952, 3. das Gemisch von Regaud (K-bichromat, Formol), 4. Regaud sauer (K-bichromat, Formol, Eisessig), 5. Bouin (Pikrinsäure, Formol, Eisessig), 6. Rabl (Pikrinsäure, Sublimat). Von den Gemischen nach Regaud und Bouin wurden verschiedene Konzentrationsstufen verwendet (100%, 50% und 25%), wobei jeweils das fertige Gemisch mit a.dest. verdünnt wurde. Zum Teil wurde unfixiertes Material direkt oder nach kurzer Vorbehandlung auf die Trägerfolien gebracht und im gekühlten Exsiccator unter Vakuum rasch getrocknet. Während des Präparationsgangs gelangte das Material nie in höhere Temperaturen als 12° C. Sein Verhalten wurde im Verlauf der Behandlung ständig im Phasenkontrastmikroskop kontrolliert. Die Beschattung der fertigen Präparate erfolgte durch Schrägbedampfung (Beschattungswinkel $\text{tg } \alpha = \frac{1}{4}$) mit Goldmanganin. Die Bilder wurden mit dem Trüb-Täuber Elektronenmikroskop des Chemischen Instituts der Universität Bern (0.4 mA, 48 kV) aufgenommen.

ERGEBNISSE.

A. Das Verhalten der Spermien in verschiedenen Medien (Beobachtung im Phasenkontrastmikroskop)

1. Forellen- und Felchensperma in destilliertem Wasser, Thuner- resp. Bielerseewasser und Komplexon III 10^{-3} m:

Die verschiedenen Abschnitte der Bewegungsphase der Spermien sind im allgemeinen von normaler Dauer und laufen in der gleichen Folge ab, wie sie MEDEM, ROETHELI und ROTH (1949) beschrieben

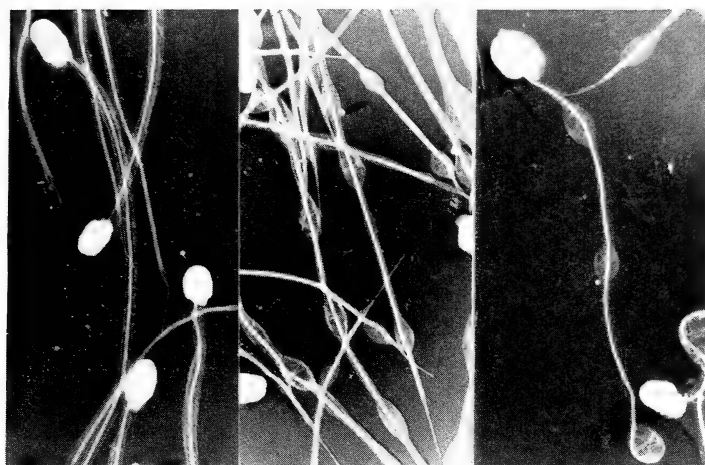
haben („vollaktiv, langsamer, freies Zittern, zittern an Ort, bewegungslos“).

Zu Beginn sind die Schwänze scharf konturiert, dann erscheint zu beiden Seiten des Achsenfadens und um den Kopf ein dünner, gleichmässiger, grauer Saum. Bald darauf treten, mehr oder weniger regelmässig über die Länge des Schwanzes verteilt, als graue Schatten die ersten Bläschen auf. Häufig erscheint (ca. 2 Min. nach Zugabe des Wassers) an der Schwanzspitze eine umfangreichere Blase, die langsam, unter Aufrollung des Achsenfadens, gegen den Spermakern zuwandert und dabei die kleineren Bläschen in sich aufnimmt. Nach insgesamt ca. 4 Minuten hat die Blase den Kopf erreicht. In andern Fällen wandert nicht eine Blase von der Schwanzspitze gegen den Kern hin, sondern die verteilten kleinen lokalen Anschwellungen vergrössern und vereinigen sich mit benachbarten Blasen. Die anliegenden Abschnitte des Achsenfadens werden zu Schleifen gebogen, sodass schliesslich ebenfalls der ganze Achsenfaden um eine einzige grosse Blase gerollt dicht hinter dem Kopf und zuletzt in losen Windungen um den Kopf selber herumgelegt erscheint. Wird zuerst eine grössere Endblase gebildet, so kann man beobachten, dass bei der Spermaabewegung Kopf und Endblase nur sehr schwach hin und her pendeln, während der zwischen beiden liegende freie Schwanzteil noch kräftig Bewegungen ausführt. Hat die Blase mit dem aufgerollten Achsenfaden das caudale Ende des Kopfes erreicht, so kommt es vor, dass der Kopf noch immer schwach hin und her pendelt. Bei längerem Zuwarten splittert der Achsenfaden in seine Fibrillen auf, das Zwischenstück beginnt zu quellen und sich vom Kopf abzulösen, und die Plasmablase zerfällt in verschiedene kleinere vom Achsenfaden des Schwanzes isolierte Bläschen.

Einzelne Phasen dieser Blasenbildung und Aufrollung des Achsenfadens wurden durch Fixierung mit gepuffertem Osmiumtetroxyd festgehalten und unter das Elektronenmikroskop gebracht (Abb. 1 *a, b, c*; Abb. 2 *a, b, c*).

2. Forellen- und Felchensperma in (isotonischer) Kochsalzlösung:

Auf „freies Zittern“ folgt nicht „Zittern an Ort“, sondern allmählich langsamer werdende undulierende Bewegung der Schwänze mit entsprechend langsamem Pendeln der Köpfe. Nur an ganz wenigen Schwänzen können vereinzelte lokale Anschwellungen



a

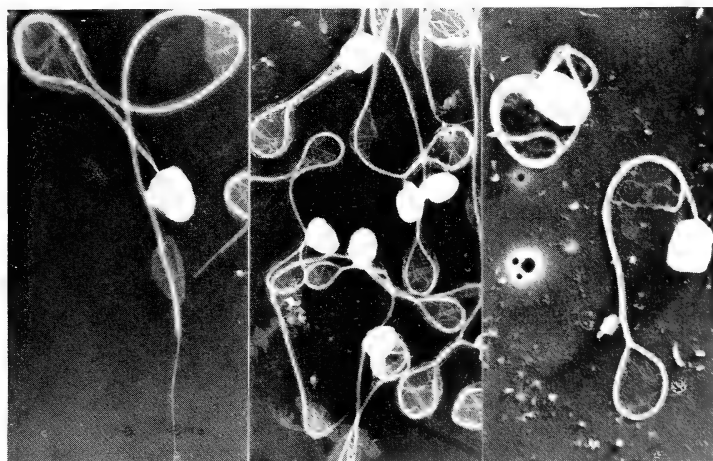
b

c

ABB. 1.

Sperma der Bachforelle. Fix. OsO_4 1% gepuffert. Vorbehandlung A. dest. $2\,000\times$.

a: Plasmasaum. — b: „Kinoplasmabläschen“. — c: Endblase. Beginnende Einrollung des Achsenfadens.



a

b

c

ABB. 2.

(Fortsetzung von Abb. 1.)

a: Fix. OsO_4 1% gepuffert. $3\,000\times$. Beginnende Schleifenbildung. — b: $2\,000\times$. Schleifen des Achsenfadens. — c: Fix. Formol 4%. Aufwicklung des Achsenfadens. $3\,000\times$.

beobachtet werden, die sich aber nicht verändern. Beim Eintrocknen der Salzlösung und der damit rasch ansteigenden Konzentration zerplatzen die Köpfe, wie nach der Beschreibung von POLLISTER und MIRSKY (1946). Die Schwänze sind gestreckt.

3. Forellen- und Felchensperma in (isotonischer) Saccharoselösung:

Der Bewegungsablauf entspricht ungefähr demjenigen in der Kochsalzlösung. Lokale Anschwellungen der Plasmahülle waren im Lichtmikroskop nicht zu beobachten. Nach abgelaufener Bewegungsphase sind die Schwänze gestreckt.

4. Forellen- und Felchensperma in (isotonischer) Mannitlösung:

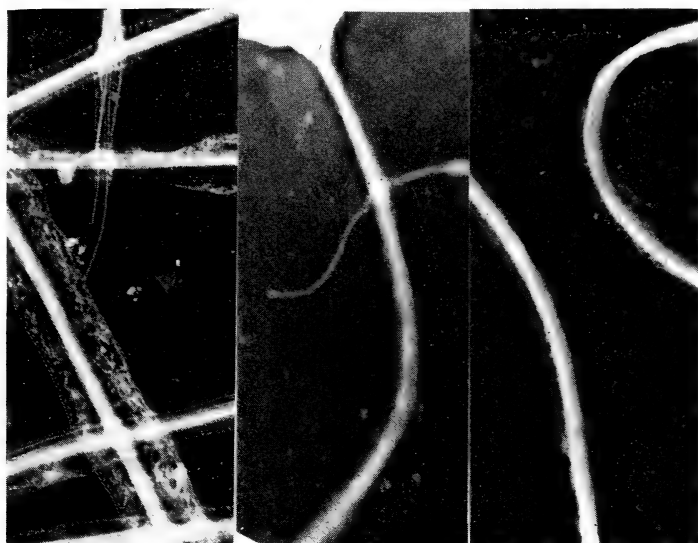
Nach ca. 1 Minute geht die langsamer werdende freie Bewegung in eine kurze Phase unkoordinierter Zuckungen der Schwänze über, worauf diese ausgestreckt still liegen, während die Köpfe sich noch langsam hin und her bewegen. Die Schwänze zeigten in äusserst seltenen Fällen schwache lokale Anschwellungen.

5. Forellen- und Felchensperma im arteigenen unverdünnten Fruchtwasser:

Der Bewegungsablauf ist normal. Lokale Anschwellungen der Plasmahülle sind nicht zu beobachten. Beim Eintrocknen des Mediums platzen die Köpfe in gleicher Weise wie in der Kochsalzlösung.

B. *Das Verhalten des Spermischwanzes gegenüber verschiedenen Fixierstoffen und Fixierstoffgemischen.*

Beim Vergleich der elektronenmikroskopischen Bilder fällt der grosse Unterschied zwischen den mit Osmiumtetroxyd und den mit andern Stoffen fixierten Spermien auf. Nach Fixierung mit Osmiumtetroxyd (Abb. 3 a) erscheint, in Übereinstimmung mit den von den andern Autoren gezeigten Bildern, die Plasmahülle als breites, der Trägerfolie flach aufliegendes Band. Die Fibrillen des Achsenfadens sind meist unterscheidbar. Im Plasmasaum erscheinen häufig fadenförmige oder perlschnurartige, parallel zum Achsenfaden verlaufende Strukturen. Ob es sich dabei um „Antrocknungsartefakte“ (HUG, LIPPERT und FISCHER *l. c.*) oder um natürliche (kontraktile ?) Strukturelemente handelt (ROETHELI und ROTH *l. c.*), können wir nach dem jetzigen Stand unserer Untersuchungen nicht entscheiden.



a

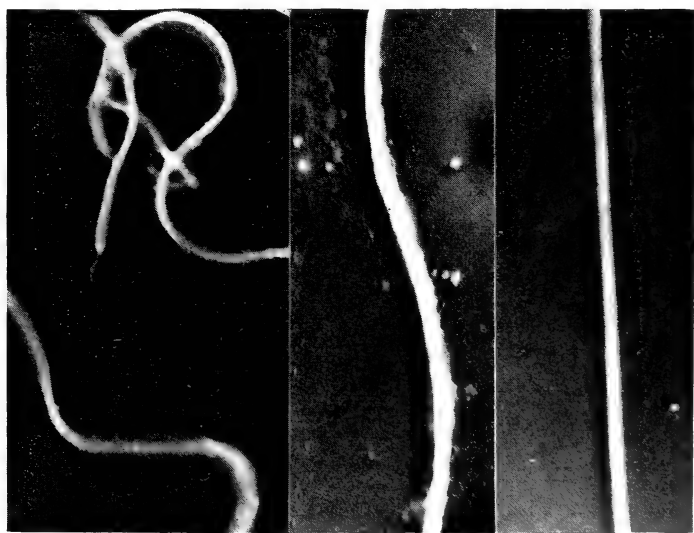
b

c

ABB. 3.

Sperma der Bachforelle. 10 000 \times .

a: Fix. OsO_4 1% gepuffert. — b: luftgetrocknet aus NaCl-Lösung 0,75%. — c: Fix. Regaud.



a

b

c

ABB. 4.

Sperma der Bachforelle 10 000 \times .

a: Fix. Regaud mit Zusatz von Eisessig. — b: Fix. Bouin und A. dest. 1:1. — c: Fix. Formol 4%.

Nach Fixierung mit stark fällenden Reagentien, wie Regaud (Abb. 3 c), Regaud mit Zusatz von Essigsäure (Abb. 4 a), Bouin (Abb. 4 b) und Rabl ist der Plasmasaum bedeutend schmaler und kompakter und für Elektronen nur schwach durchlässig. Die mit diesen vier Gemischen erhaltenen Bilder unterscheiden sich kaum voneinander. Sie unterscheiden sich auch nicht vom Bild, welches das mit unverdünntem Spermaliquor auf die Trägerfolie gebrachte, luftgetrocknete Sperma liefert (Abb. 3 b). Nach Formolfixierung erscheint der Schwanz als dünner zylindrischer Körper von kreisrundem Querschnitt (Abb. 4 c).

DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Die überlebenden Spermien zeigen in den geprüften Medien unterschiedliches Verhalten. Kurz nach dem Einbringen in Seewasser, das biologisch normale Milieu der Spermienaktivität, vollzieht sich eine rasch fortschreitende Schwellung der Plasmahülle unter Blasenbildung und schliesslichem Zerfall des protoplasmatischen Anteils des Spermiums. Dieser Vorgang kann auch durch Anwesenheit von Komplexon III nicht aufgehalten oder verlangsamt werden. Der Prozess verläuft in Seewasser, a.dest. und Komplexon III 10^{-3} m in gleicher Weise und mit derselben Geschwindigkeit. Die dabei auftretenden Blasen, von ROETHELI und ROTH (*l.c.*) als „Kinoplasmabläschen“ beschrieben, können aus folgenden Gründen nicht in funktionellen Zusammenhang mit der Bewegung des Spermaschwanzes gebracht werden:

1. Spermien, in (isotonische) Kochsalz-, Mannit- oder Saccharose-lösung sowie Fruchtwasser gebracht, bewegen sich, trotz Fehlens der „Kinoplasmabläschen“.
2. Noch unbewegliche, mit Spermaliquor ins Fixierungsmittel gebrachte Spermien weisen im Licht- und Elektronenmikroskop die gleichen Struktureigenschaften auf wie Spermien, die während oder nach abgelaufener Bewegungsphase aus Kochsalz-, Saccharose- oder Mannitlösung sowie Fruchtwasser herausfixiert wurden.

Man darf deshalb wohl annehmen, dass die beschriebenen Bläschen Schwellungsprodukte sind und den Beginn des physiologischen Strukturzerfalls des Spermas nach dem Laichakt im biologisch

normalen Milieu darstellen. Ein wichtiger Punkt in der Beweisführung ist auch die Tatsache, dass mässige Schwellung des Plasmasaums bei Rückführung der Spermien in „physiologisches“ Milieu reversibel ist (HUG, LIPPERT und FISCHER *l.c.*).

Der breite Plasmasaum der mit Osmiumtetroxyd fixierten Spermien lässt darauf schliessen, dass dieses Fixierungsmittel nicht im Stande ist, die Schwellung und die beginnenden autolytischen Prozesse vollkommen zu verhindern. Dafür spricht auch das Vorhandensein von lokalen, bläschenförmigen Anschwellungen, die wir hie und da bei direkt aus Spermaliquor fixierten Spermien finden konnten. Sollten die nach Osmiumtetroxydfixierung innerhalb des Plasmasaums sichtbaren fadenförmigen oder perlschnurartigen Gebilde sich nicht als Artefakte erweisen, so wäre Osmiumtetroxyd, trotz seines erwähnten Nachteils, in dieser Hinsicht den andern Fixierungsmitteln vorzuziehen. Bei der Annahme eines kreisrunden Querschnittes des Spermaschwanzes der Salmoniden würden die Bilder formolfixierter Spermien dem nativen Zustand am nächsten kommen. Bemerkenswert ist die Ähnlichkeit in der Wirkungsweise von sauren Gemischen (Bouin, Regaud sauer und Rabl) und dem neutralen Regaud sowie der raschen Lufttrocknung.

Die von andern Autoren postulierten Spiralwindungen der Plasmahülle um den Achsenfaden herum können wir noch nicht darstellen. Nach Vorbehandlung mit hochprozentigem Glycerin und nachfolgender Lufttrocknung fanden wir allerdings im Elektronenmikroskop Strukturen, welche die Existenz einer spiralförmig gewundenen Plasmascheide, wie sie LOWMAN (*l. c.*) in leider nur sehr undeutlichen Bildern zeigt, wenigstens vermuten lassen.

Trotz der Anwendung verschiedener Fixierungsmittel, ist es uns bis jetzt noch nicht gelungen, weder in der Plasmahülle noch in den Fibrillen, mit Sicherheit spezifische Strukturen nachzuweisen, die funktionell als Träger der Bewegung des Salmoniden-spermiums interpretiert werden könnten.

LITERATUR

- FISCHER, H., HUG, O. und W. LIPPERT. 1952. *Elektronenmikroskopische Studien an Forellenspermatozoen und ihren Zellkernen*. Chromosoma 5: 69-80.

- HUG, O. und W. LIPPERT. 1951. *Grenzschichten animalischer Zellen im Elektronenmikroskop*. Arch. exper. Path. u. Pharmacol. 213: 395-401.
- LIPPERT, W. und H. FISCHER. 1953. *Das elektronenoptische Bild der Salmonidenspermatozoen*. Protoplasma 42: 94-99.
- LOWMAN, F. G. 1953. *Electron Microscope Studies of Silver Salmon Spermatozoa (Oncorhynchus kisutch Walbaum)*. Exp. Cell Research 5: 335-360.
- MEDEM, F., ROETHELI, A. und H. ROTH. 1949. *Biologischer Nachweis von Befruchtungsstoffen bei Felchen und Flussforelle*. Schweiz. Z. Hydrol. 11: 361-377.
- PALADE, G. E. 1952. *A study of fixation for electron microscopy*. J. exper. Med. 95: 285-298.
- POLLISTER, A. W. und A. E. MIRSKY. 1946. *The Nucleoprotamine of Trout Sperm*. J. gen. Physiol. 30: 101-116.
- ROETHELI, A. und H. ROTH. 1950. *Elektronenoptische Untersuchungen an Salmonidenspermien*. Rev. suisse Zool. 57: 503-510.
- ROTH, H. und F. MEDEM. 1950. *Elektronenoptische Untersuchungen der Strukturveränderungen agglutiniierter Fischspermien*. Exp. Cell Research 1: 115-126.
- WEBER, R. 1954. *Strukturveränderungen an isolierten Mitochondrien von Xenopus-Leber*. Z. Zellf. 39: 630-640.

N^o 24. **O. Puchta** und **J. Seiler**,* Zürich. — Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von *Solenobia triquetrella* (Lepid. Psychidae).

Es sollen hier nur die wesentlichen Ergebnisse unserer Untersuchung kurz referiert werden.

1. Seiler zeigte in seiner zusammenfassenden Darstellung in der „Experientia“ (1949), dass das Goldschmidt'sche Zeitgesetz der Intersexualität weder auf die triploiden noch auf die diploiden intersexen Solenobien anwendbar ist. Gleichzeitig wurde ein neuer

* In Dankbarkeit sei festgestellt, dass die Durchführung dieser Arbeit durch ein Stipendium aus dem Nationalfonds ermöglicht wurde.

Erklärungsversuch für das Phänomen der Intersexualität gegeben. Er ruht auf der Annahme, dass bei Intersexen F und M im Gleichgewicht sind und phaenotypische Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung den Ausschlag geben. Ferner wurde angenommen, dass F und M von Anfang an simultan wirken und dass die Determinationspunkte für die verschiedenen Organe oder Organteile sehr früh in der Entwicklung liegen müssen.

Um diese Annahmen an neuem Tatsachenmaterial überprüfen zu können, untersuchten wir die Entwicklung des Genitalapparates der triploiden Intersexe, hervorgegangen aus der Kreuzung tetraploid parthenogenetischer Weibchen mit Männchen der diploid bisexuellen Rasse. Anhand genauer Rekonstruktionen aus Schnittpräparaten analysierten wir den gesamten Genitalapparat. Wir begannen mit spinnreifen Raupen, die im Frühjahr, kurz vor der Verpuppung, fixiert wurden, schritten weiter zu jüngeren Raupenstadien und werden zurückgehen bis zum jungen Räupchen. Desgleichen soll die Entwicklung von der Puppe bis zum Imago analysiert werden.

2. Die Keimdrüse. Die neuen Beobachtungen über den Bau der intersexen Keimdrüsen spinnreifer Raupen stimmen in allen Teilen überein mit SEILERS Beobachtungen von 1929 (*Arch. f. Entwicklungsmech.*) über dieses Entwicklungsstadium. In ein und derselben Keimdrüse können nebeneinander reine Hodenfächer und reine Eiröhren liegen, und das Samenmaterial sowohl wie das Eimaterial befindet sich bei den Intersexen auf demselben Entwicklungsstadium wie bei der normalen Entwicklung.

Bei der Diskussion über das Intersexualitätsphänomen spielten die sogenannten Drehfächer eine grosse Rolle. Die Drehfächer haben gegen den Ausführungsgang Eimaterial und am blinden Ende Samenmaterial. Drehfächer kamen auch im neuen Material nur sehr selten zur Beobachtung; das in Übereinstimmung mit früheren Beobachtungen (SEILER, *Experientia*, 1949).

3. Für die jüngeren Raupenstadien gelten dieselben Feststellungen. Wiederum befindet sich das Eimaterial in den intersexen Keimdrüsen auf demselben Entwicklungsstadium wie in der normalen Entwicklung. Auch in jüngeren Raupen kommen als seltene Ausnahmen Drehfächer vor; sie sind aber nicht häufiger als in älteren Stadien. Wir werden über diesen

Punkt in der ausführlichen Arbeit genaues Zahlenmaterial geben. Gemäss der Goldschmidt'schen Drehpunkt-Hypothese müsste bei jungen Raupen die Umwandlung des Ovars in einen Hoden manifest werden. Anzeichen für eine solche Umwandlung gibt es aber nicht.

4. Die mesodermalen Ausführwege. Aus unseren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an den reinen Geschlechtern von *Solenobia* (vergl. Arbeit BRUNOLD, dieses Heftes) wissen wir, dass die proximalen Gonodukte beider Geschlechter von der Keimdrüse bis ins 7. Segment homolog sind. Die distalen Teile der Ausführwege sind nicht homolog; die Ovidukte ziehen am Hinterrand des 7. Segmentes gegen die Mediane und finden dort Anschluss an den ektodermalen, unpaaren Ovidukt, die Samenleiter ziehen bis an den Hinterrand des 9. Segmentes zum ektodermalen Herold'schen Organ (H. O.).

Sind bei den Intersexen Eileiter und Samenleiter vorhanden, so hätten wir zu erwarten, dass von einem einheitlichen proximalen Teil im 7. Segment die Ovidukte abzweigen und gegen die Mediane ziehen, und dass von dem einheitlichen proximalen Teil aus die Samenleiter ins 9. Segment zum H. O. ziehen. Und das ist das, was wir tatsächlich beobachten.

Wie immer bei Intersexen, sind auch in Bezug auf die Ausführwege die Korrelationen sehr mangelhaft. Es gibt Tiere mit männlichen Keimdrüsen und Samenleitern, aber ausserdem können noch Eileiter vorhanden sein, oder bei Tieren mit Ovarien können ausser den Eileitern noch Samenleiter vorhanden sein u.s.w. Auch die Korrelation zwischen rechts und links ist sehr unvollkommen.

5. Die Imaginalscheiben. Über den Zeitpunkt des Auftretens der Imaginalscheiben, aus welchen die ektodermalen Teile des Genitalapparates hervorgehen, sind wir für *Solenobia* relativ gut unterrichtet (Florin 1945; Ammann 1951: BRUNOLD, dieses Heft der Revue). Das eben aus dem Ei schlüpfende männliche Räupchen hat bereits ein H. O., die weiblichen Imaginalscheiben des 7., 8. und 9. Segmentes dagegen treten erst bei etwa 11 Wochen alten Raupen auf. Wiederum stellen wir für die Intersexen fest, dass das Auftreten der Imaginalscheiben bei den Triploiden zeitlich übereinstimmt mit der Normalentwicklung.

Tiere, die den Weibchen nahestehen, haben in der Regel auch die weiblichen Imaginalscheiben, und Tiere, die den Männchen nahestehen, haben zumeist auch das H. O. Aber sehr häufig sind bei Intersexen beiderlei Imaginalscheiben, mehr oder minder gut ausgebildet, vorhanden. Auch in Bezug auf die Imaginalscheiben ist die Korrelation zwischen dem Geschlecht der Keimdrüse, der Art der Ausführwege und der Art der Imaginalscheiben sehr mangelhaft. Es gibt weibliche Tiere, die neben den weiblichen Imaginalscheiben auch ein H.O. besitzen, und es gibt männliche Tiere, die neben dem H.O. die 7. Imaginalscheibe besitzen, oder die 8., oder die 9., oder die 7., 8. und 9. u.s.w.

6. Die Entwicklung bei *Solenobia* zeigt viele Charakteristika einer Mosaikentwicklung. Selbst räumlich eng benachbarte und scheinbar zusammengehörige Merkmale wie Struktur und Grösse der Tunica propria der Eiröhren und Hodenfächer, sowie die Pigmentierung der Hodenhüllen sind in Wirklichkeit voneinander unabhängig. Wir fanden bei Intersexen z. B. Eiröhrenhüllen um Hodenfächer, Hodenhüllen um Eiröhren, pigmentierte Eiröhrenhüllen (normalerweise sind nur die Hodenhüllen pigmentiert), unpigmentierte Hodenhüllen, normalgrosse Eiröhrenhüllen um viel zu kleine Eiröhren u.s.w.

7. Es scheint uns, dass die mitgeteilten neuen Tatsachen nicht nur in sehr guter Übereinstimmung stehen mit der Interpretation des Phänomens der Intersexualität, die Seiler 1949 gab, sie erweitern überdies das Fundament, auf dem die Hypothese ruht.

Nº 25. **P. S. Chen** und **E. Hadorn**, Zürich. — Zur Stoffwechselphysiologie der Mutante *letal-meander* (*lme*) von *Drosophila melanogaster*. (Mit 6 Textabbildungen)

(Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich. Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Herrn Prof. Dr. A. KÜHN zum 70. Geburtstag gewidmet.

1. PROBLEMSTELLUNG.

Im Rahmen unserer Untersuchungen über die biochemische und entwicklungsphysiologische Auswirkung von Letalfaktoren (vergl. HADORN 1955) gewinnen Mutanten ein besonderes Interesse, deren Stoffwechsel in locus-spezifischer Weise verändert ist. Für den Faktor *letal-meander* (*lme*; 2, 71-73) ist ein monophasischer Entwicklungsstillstand während des 3. Larvenstadiums charakteristisch (HADORN und SCHMID 1947). Eine eingehende Untersuchung (SCHMID 1949) zeigte dann, dass die Mutation sich in einer Störung des Proteinstoffwechsels auswirkt. Mit den nachfolgend zu besprechenden Experimenten versuchen wir, die verdauungsphysiologischen Grundlagen der zur Letalität führenden Mutationswirkung zu analysieren.

2. ALLGEMEINE TECHNIK UND ZUCHTMETHODE.

Der zu untersuchende Letalfaktor (*lme*) wird in einem balancierten System über *Curly* (*Cy*) gezüchtet. Da dieser Stamm eine niedrige Vitalität zeigt, wurden die unbefruchteten *lme/Cy*-Weibchen mit $+/+$ -Männchen eines Wildstammes „Sevelen“ ausgekreuzt. Die F_1 -Tiere wurden inter se gepaart und die in der F_2 entstehenden *lme/lme*-Larven als Versuchsmaterial verwendet. Als Kontrolle dienten die $+/+$ -Larven des Wildstammes „Sevelen“. Das Geschlecht der Larven haben wir nicht berücksichtigt. Es wurden 4-stündige Gelege benützt und die Larven auf Standardfutter (Mais-Zucker-Hefe-Agar) bei 25° gezüchtet.

Die in den vorliegenden Versuchen verwendete papierchromatographische Technik ist in verschiedenen Arbeiten eingehend beschrieben (HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953, STUMM-ZOLLINGER 1954, CHEN und HADORN 1954). Wir untersuchten die

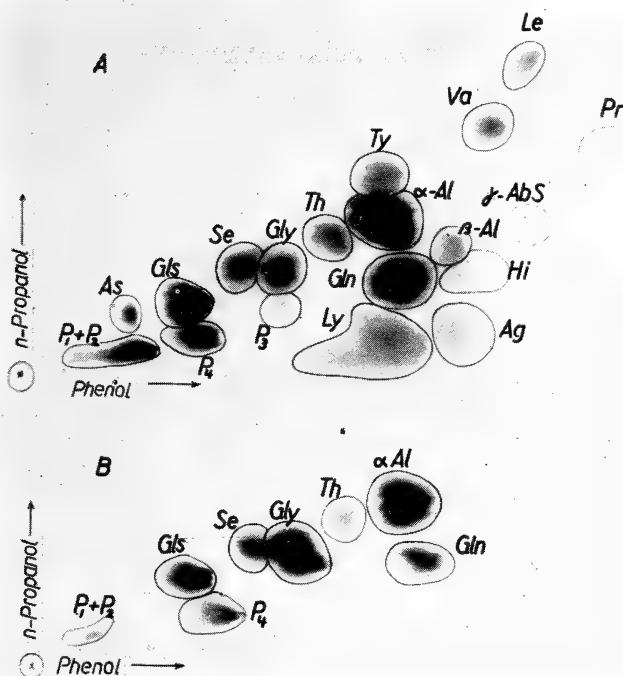


ABB. 1.

Vergleich der freien Aminosäuren, Peptide und Amide in Körperextrakten von normalen Larven (A) und von Larven der Mutante *letal-meander* (B) bei *Drosophila melanogaster* (je 50 Larven). Das Glycin (Gly) der letalen Larven ist gegenüber den Kontrollen verstärkt, während die übrigen Ninhydrin-positiven Stoffe, insbesondere die essentiellen Aminosäuren stark herabgesetzt sind oder ganz fehlen. P₁-P₄ Peptide, As Asparaginsäure, Gls Glutaminsäure, Se Serin, Th Threonin, Ty Tyrosin, α-Al α-Alanin, β-Al β-Alanin, Gln Glutamin, Ly Lysin, Va Valin, Le Leucin, Hi Histidin, Ag Arginin, γ-Abs γ-Aminobuttersäure, Pr Prolin.

Ninhydrin-positiven Stoffe teils in Extrakten aus ganzen Larven und teils in der Hämolymphe. Für die Extraktion der einzelnen Stoffe wurden 50 *lme/lme*, bzw. 25 *+/+*-Larven nach gründlichem Waschen mit 80%-igem Methylalkohol versetzt. Nach dem

Abzentrifugieren des Körperrückstandes wurde die überstehende Lösung auf das Papier (Whatman Nr. 1, $28,6 \times 46,2$ cm) gebracht und zweidimensional chromatographiert (70%-iges *n*-Propanol und wassergesättigtes Phenol). Zur Bestimmung der totalen Menge der im Larvenkörper befindlichen Ninhydrin-positiven Substanzen wurden je vier Larven direkt auf dem Papier ($16,1 \times 22,8$ cm) zerquetscht und in 70%-igem *n*-Propanol eindimensional entwickelt. Zur Untersuchung der Zusammensetzung der Hämolymphe wurden für ein einzelnes eindimensionales Chromatogramm je 5 Larven in siedendem Wasser kurz erhitzt, geöffnet und als „Blutspender“ verwendet.

3. VERGLEICH DER NINHYDRIN-POSITIVEN SUBSTANZEN ZWISCHEN $+/+-$ UND *lme/lme*-LARVEN.

Die letalen *lme/lme*-Larven unterscheiden sich von den $+/+-$ -Tieren in einer übernormalen Akkumulation von Glycin. Auf dem zweidimensionalen Chromatogramm (vergl. Abb. 1) erscheint diese Aminosäure fast so konzentriert wie α -Alanin, das bei den Normalen am stärksten in Erscheinung tritt. Dagegen fehlen alle essentiellen Aminosäuren entweder vollständig (wie Valin, Leucin, Isoleucin, Histidin, Arginin und Lysin) oder sie sind nur in Spuren vorhanden (wie Threonin). Die *lme/lme*-Larven zeichnen sich also durch ein weitgehend abnormes Stoffinventar aus. Dieses Ergebnis stimmt überein mit dem Befund von SCHMID (1949), wonach die Wirkung des *lme*-Faktors zu einer Störung des Eiweisstoffwechsels führt.

4. PHÄNOKOPIEVERSUCHE: ÄNDERUNG DER EINZELNEN AMINOSÄUREN UND PEPTIDE WÄHREND DES HUNGERS DER $+/+-$ -LARVEN.

SCHMID (1949) fand eine weitgehende Übereinstimmung zwischen *lme/lme*- und hungernden $+/+-$ -Tieren in bezug auf das Wachstum der verschiedenen Larvenorgane. Wir prüften nun, ob auch die stoffliche Zusammensetzung der Mutante durch Entzug des Futters phänokopiert werden kann. Es wurden 65-stündige $+/+-$ -Larven ohne jegliches Futter auf feuchtem Filtrierpapier bei 25° C gehalten. Nach 24, 48, 72 und 96 Stunden bestimmten wir die einzelnen Aminosäuren und Peptide dieser Hungerlarven.

Es ergaben sich sowohl Ähnlichkeiten wie auch Unterschiede zwischen letalen und hungernden Tieren. Wir haben verschiedene Ninhydrin-positive Stoffe qualitativ und quantitativ untersucht. Hier werden nur einige typische Beispiele besprochen (Abb. 2). Die Gesamtmenge der Ninhydrin-positiven Stoffe und die Glutaminsäure verhalten sich bei den Hungerlarven sehr ähnlich wie bei

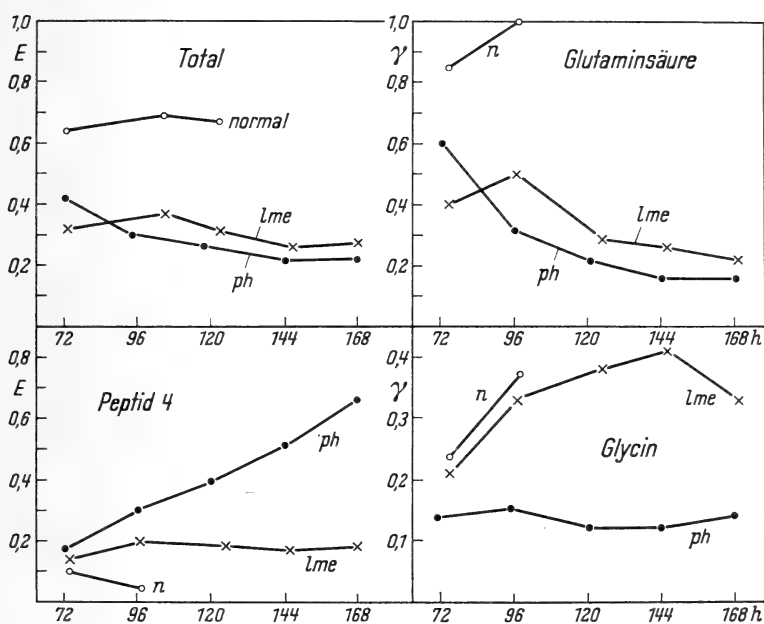


Abb. 2.

Zustand und Veränderung der stofflichen Zusammensetzung bei normalen Larven (n), bei Larven der Mutante *letal-meander* (*lme*) und bei Hungerphäno- kopien (ph) von *Drosophila melanogaster*. Auf der Abszisse ist überall das Alter in Stunden (h) nach Eiablage (bei 25° Zuchttemperatur) angegeben. Die normalen Larven verpuppen sich bei etwa 100 h. Phänokopien und *lme*-Larven überleben als kleine Larven des 3. Stadiums um mehrere Tage. Für die Total- menge an freien, Ninhydrin-positiven Stoffen (Total) sowie für das Peptid 4 ist die Menge auf der Ordinate in Extinktionseinheiten (E) eines Beckman- Spektrophotometers angegeben. Total: pro 4 Larven; Peptid 4: für n pro 25 Larven; für ph und *lme* pro 50 Larven. Für Glutaminsäure und Glycin konnte die Menge in γ pro Tier (Ordinate) direkt bestimmt werden. Es handelt sich um Mittelwertskurven aus zahlreichen Einzelbestimmungen.

den letalen Larven. Sie nehmen während des Hungerns allmählich ab. Hingegen steigt der Gehalt an Polypeptid 4 bei den Hunger- larven stark an, während er bei den *lme/lme*-Tieren konstant

bleibt. Das Umgekehrte gilt für die Aminosäure Glycin: sie nimmt bei den *meander*-Larven zu, bei den Hungerlarven bleibt sie unverändert. Diese Tatsache beweist, dass die Störung des Eiweisstoffwechsels locusspezifisch bedingt ist und, im Gegensatz zu den morphologischen Auswirkungen, nicht durch einfaches Hungern phänokopiert werden kann.

5. ERNÄHRUNGSVERSUCHE.

Für eine Störung des Eiweisstoffwechsels bestehen vier Möglichkeiten: 1. Die letalen Larven können überhaupt keine Nahrung

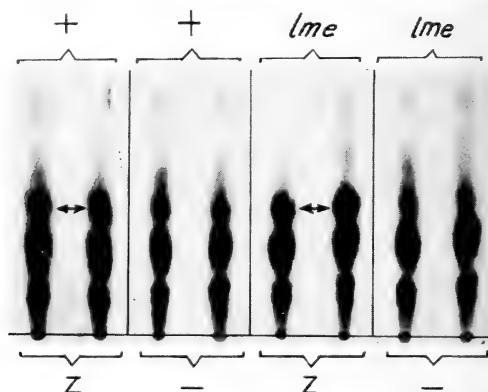


ABB. 3.

Einfluss von Zuckerfütterung (Z) auf die Ninhydrin-positiven Stoffe in der Hämolymphe von gehungerten Normallarven (+) und von Letallarven (*lme*). Je rechts daneben ein Chromatogramm der Hämolymphe aus ungefütterten Tieren (—). Die Pfeile geben die Stelle des α -Alanins an, dessen Menge nach Zuckerfütterung stark zunimmt. Pro Chromatogramm (Startfleck) wurde die Hämolymphe von 5 Larven aufgetragen.

aufnehmen. 2. Sie können wohl fressen, aber das Eiweiss nicht verdauen. 3. Sie können Eiweiss verdauen, aber die Aminosäuren und Peptide nicht resorbieren. 4. Sie können die Stoffe verdauen und resorbieren, aber nicht für die Synthese der Körpereiwisse verwerten. Im folgenden teilen wir mit, wie zwischen den einzelnen Möglichkeiten experimentell entschieden werden konnte.

a) *Fütterung mit Rohrzucker.*

65-stündige $+/+$ bzw. 70-stündige *lme/lme*-Larven blieben während 24 Stunden ohne Futter. Sie wurden dann auf einem Nährboden aus 1 g Kaolin + 0,5 g Rohrzucker + 1 cc Holtfreterlösung ca. 24 Stunden bei 25° C gehalten. Die chromatographische Analyse der Hämolymphe ergab Verstärkung der Konzentration von α -Alanin sowohl bei den $+/+$ -wie auch bei den *lme/lme*-

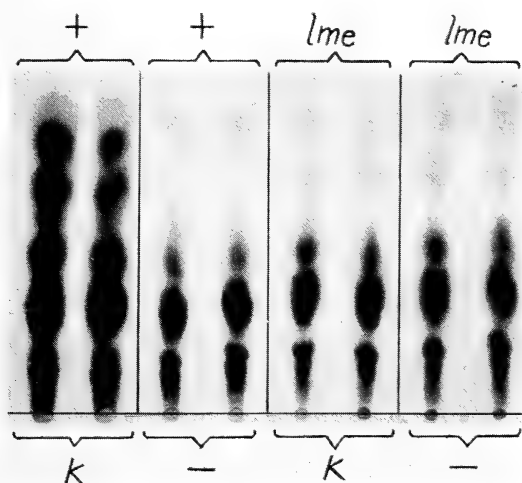


ABB. 4.

Einfluss von Kaseinfütterung (K) auf die Ninhydrin-positiven Stoffe der Hämolymphe bei gehungerten Normallarven (+) und bei Letallarven (*lme*). Stoffmenge und Bezeichnungen wie in Abb. 3.

Larven (Abb. 3). Es ist bekannt, dass gewisse entbehrliche Aminosäuren wie Asparaginsäure, Glutaminsäure und Alanin im Organismus aus Kohlehydraten synthetisiert werden können (BALDWIN 1952, S. 449). Der Darmtraktus der letalen Larven war beim Sezieren teilweise mit Futter gefüllt. Die *lme/lme*-Larven nehmen also noch Nahrung auf, und sie können Zucker verdauen, resorbieren und für die Synthese der Eiweissbausteine verwenden.

b) *Fütterung mit Kasein.*

Die Versuchsanordnung wurde jetzt so abgeändert, dass dem Nährboden anstatt Rohrzucker 0,5 g Kasein (reines, vitaminfreies

Präparat „Roche“) zugesetzt wurde. Das eindimensionale Chromatogramm zeigt bei den $+/+$ -Tieren eine sehr starke Akkumulation der freien Ninhydrin-positiven Substanzen (Abb. 4). Dagegen bleibt die Hämolymphe der mit Kasein gefütterten *lme/lme*-Larven genau so arm an Ninhydrin-positiven Substanzen wie die Hämolymphe der Hungertiere. Die letalen Larven sind also nicht fähig, Eiweiss auszunützen.

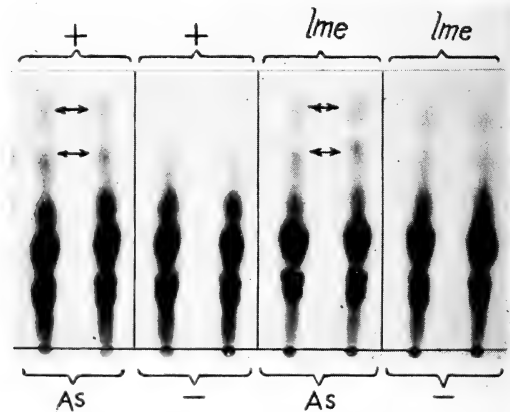


ABB. 5.

Einfluss einer Fütterung mit den Aminosäuren (As) Valin (unterer Pfeil) und Leucin (oberer Pfeil) auf die Zusammensetzung der Hämolymphe bei gehungerten Normallarven (+) und bei Letallarven (*lme*). Stoffmenge und Bezeichnungen wie in Abb. 3.

c) Fütterung mit Aminosäuren.

Um zu prüfen, ob Aminosäuren das Darmepithel der letalen Larven passieren können, wurden die hungernden Larven auf einen Nährboden gebracht, der 1 g Kaolin + 1 cc Aminosäurelösung (30 mg Leucin und 25 mg Valin pro 10 cc Holtfreterlösung) enthielt. Nach 20 Stunden untersuchten wir die freien Ninhydrin-positiven Stoffe in der Hämolymphe. Wie aus Abbildung 5 ersichtlich ist, zeigen die *lme/lme*-Larven ebenfalls eine stärkere Konzentration der beiden Aminosäuren, die dem Nährboden beigefügt wurden. Somit besteht kein Zweifel, dass das Darmepithel der letalen Tiere für diese Eiweissbausteine durchlässig ist.

7. INJEKTION DER AMINOSÄUREN.

Nun fragen wir uns, ob die letalen Larven fähig sind, die freien Aminosäuren der Hämolymphe für die Synthese körpereigener Eiweisse zu verwerten. Zunächst ist festzustellen, wie sich die letalen Larven verhalten, wenn der Aminosäuregehalt ihrer Körperflüssigkeit künstlich durch Injektion von konzentrierter Lösung erhöht wird. Es wurden 0,1-0,2 mm³ einer Aminosäurenlösung (30 mg Leucin + 25 mg Valin in 10 cc Holtfreterlösung) in die Körperhöhle von *lme/lme*- und *+/+*-Larven injiziert, die vorher je 24 Stunden gehungert hatten. Etwa 1 Stunde nach der Injektion wurde ein Teil der behandelten Larven auf dem Papier leicht gequetscht und der Aminosäuregehalt ihrer Hämolymphe untersucht, während die chromatographische Analyse der übrigen Larven erst nach 16-stündigem Aufenthalt in einer feuchten Schale erfolgte. Wie zu erwarten, zeigen die Larven kurz nach der Injektion gegenüber den Hungerkontrollen eine deutliche Verstärkung der Konzentration von Valin und Leucin. 16 Stunden später verschwinden die beiden Aminosäuren sowohl bei den *+/+*- wie auch bei den *lme/lme*-Larven. Wir haben allerdings noch keine totale N-Bestimmung durchgeführt. Es bleibt deshalb vorläufig unentschieden, ob die injizierten Aminosäuren für die Synthese der Körpereiwisse verwendet oder einfach ausgeschieden wurden. Auf alle Fälle zeigt der vorliegende Versuch, dass die injizierten Aminosäuren in der Hämolymphe sowohl der normalen wie der letalen Genotypen in gleicher Weise verschwinden.

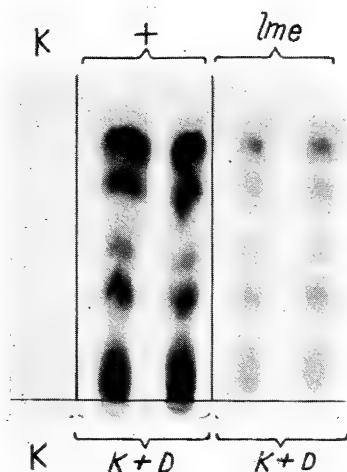


ABB. 6.

Proteolytische Aktivität des Darmes.
 K Kaseinlösung allein (Kontrolle),
 K+D Kaseinlösung + Darmhomogenat
 aus Normal-larven (+), resp. aus
 Letallarven (*lme*).

8. VERDAUUNGSVERSUCHE „IN VITRO“.

Die eben besprochenen Versuche zeigen, dass die *lme/lme*-Larven Nahrung aufnehmen können. Sie sind fähig, nicht nur Zucker, sondern auch Aminosäuren zu resorbieren und weiter zu verarbeiten. Es bleibt nun noch die Fermentaktivität des Darmes für Eiweiss-Verdauung zu untersuchen. Wir haben den Darmtraktus von 10 Hungerlarven herausseziert, in Salzlösung homogenisiert und das Homogenat einer Kaseinlösung zugesetzt. Nach 24 Stunden (bei 25°) wurde der Gehalt an freien Aminosäuren in der Eiweisslösung chromatographisch untersucht. Wie aus Abbildung 6 ersichtlich ist, zeigt die Kaseinlösung, der das Homogenat aus den +/+ -Tieren zugegeben wurde, eine hochgradige Verstärkung der Ninhydrin-positiven Stoffe. Dagegen bleibt die Kaseinlösung, die das Homogenat der *lme/lme*-Larven enthielt, sehr arm an freien Aminosäuren. Damit ist bewiesen, dass die Protease-Aktivität im Darm der *lme/lme*-Larven extrem herabgesetzt ist.

SUMMARY.

1. Using paper chromatography the free amino acids, peptides and amides in the larval body-extract of the lethal mutant „*lethal-meander*“ (*lme*) of *Drosophila melanogaster* were investigated. The *lme/lme*-larvae show an abnormally high concentration of glycine. On the other hand their essential amino acids are either entirely absent (valine, leucine, isoleucine, methionine, histidine, arginine and lysine) or greatly reduced (threonine).

2. According to previous findings of SCHMID (1949) the lethal effects of this mutant can be phenocopied by starving normal larvae. Our chromatographic studies have now shown that during starvation most of the amino acids drop to a low level as in the lethals. Other substances like the polypeptides, which remain rather constant in the larval development of the lethals, increase greatly in the starved normal larvae. Glycine, however, does not increase in the phenocopies but in the lethals. Therefore starvation leads biochemically by no means to a genuine phenocopy of the effects specific of the mutant.

3. Feeding experiments showed that *lme/lme*-lethals are able to assimilate carbohydrate (saccharose) for the synthesis of the amino acid α -alanine. However, in contrast to the $+/+$ -controls, they cannot make use of protein (casein). Experiments in vitro with intestine-homogenate confirmed that a much reduced activity of proteolytic enzymes is responsible for the disturbances of protein metabolism found in this mutant.

LITERATURVERZEICHNIS

- BALDWIN, E. 1952. *Dynamic aspects of biochemistry*. Cambridge.
- CHEN, P. S. und E. HADORN. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Hämolymphe von Drosophila, Ephestia und Corethra*. Rev. suisse Zool. 61: 437.
- HADORN, E. 1955. *Letalfaktoren in ihrer Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung*. Stuttgart.
- und W. SCHMID. 1947. *Drosophila Information Service* 21: 68.
- und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 60: 506.
- SCHMID, W. 1949. *Analyse der letalen Wirkung des Faktors lme (letal-meander) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 83: 220.
- STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtypus und der Mutante „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 86: 126.
-

N^o 26. **J. Kälín**, Freiburg (Schweiz). — Zur Stammesgeschichte der *Crocodilia*.

Die Phylogenese der Crocodilia umfasst eine Reihe paralleler und divergenter evolutiver „Trends“, deren Eigenart und phyle-

tische Zusammenhänge nur in geringem Masse bekannt geworden sind. Zwar wurde durch die Unterscheidung der *Mesosuchia* und der *Eusuchia* im Sinne von HUXLEY (1875) ein Kombinat von Merkmalen erfasst, dem eine hohe phyletische Valenz zukommt und das im Sinne einer Allgemeinanpassung deutbar ist.¹ Aber

durch die Gegenüberstellung von *Longirostres* und *Brevirostres* (ZITTEL, 1890) wurde ein ausgesprochenes Spezialisationsmerkmal (die Schnauzenlänge) taxonomisch überwertet und damit Deutungen Vorschub geleistet, die den vergleichend-morphologischen Tatsachen nicht mehr standhalten. So hat NOPCSA (1928) die „longirostral group“ und die „brevirostral group“ (trotz des Fortschrittes, den sein System gegenüber jenem früherer Autoren zeigt) als phyletische Einheiten behandelt und dabei die *Gavialidae* (= *Gavialinae* Nopcsa) aus den *Thoracosaurinae* abgeleitet, während Mook (1928) die Gavialiden an die unmittelbare Vorstufe der Familie *Crocodylidae* anschliesst.

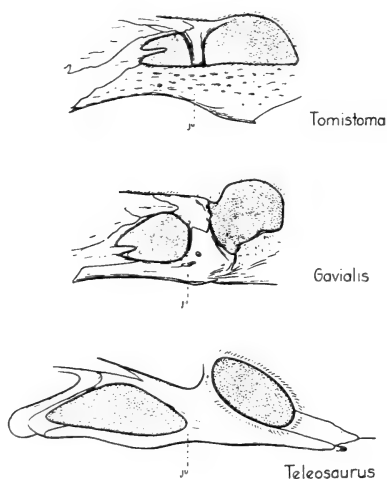


FIG. 1.

Region der Columna postorbitalis je eines Vertreters der Teleosauriden, Gavialiden und Tomistomiden. ju = Jugale (links die Fenestra infratemporalis, rechts die Orbita).

Für eine optimale evolutive Deutung ist es auch hier notwendig, die typophänen, d. h. die im morphologischen Typus (KÄLIN 1945)

¹ Durch den in verschiedenen parallelen Evolutionslinien der Crocodilia nachweisbaren gemeinsamen „Trend“ der fortschreitenden Ausdehnung des Gaumendaches wie der Verlagerung der Choanen nach hinten wird nämlich eine Verschiebung der Kreuzungsstelle von Atemweg und Nahrungsweg in gleicher Richtung bedingt, welche die Kontinuität der Atembewegungen bei geöffneter Schnauze in Kombination mit relativ grösserer Ausdehnung des offenen Mundhöhlenraumes ermöglicht. In diesem evolutiven Zusammenhang, d. h. allgemein mit dem Übergang in die eusuchide Konfiguration des Schädels, ist die prococle Gestalt der Wirbelkörper verwirklicht worden. Mit Ausnahme der Unterordnungen der *Protosuchia* (*Protosuchidae* und *Notochampsidae*) und der *Sebecosuchia* (*Sebecidae* und *Baurusuchidae*) sind alle bis heute bekannten Crocodilier in die *Mesosuchia* und die *Eusuchia* eingestuft.

verankerten Merkmalskombinate der einzelnen Gruppen (insbesondere der Familien) soweit als möglich herauszustellen und zu vergleichen, wobei die erst seit wenigen Jahren (COLBERT E. H. und MOOK Ch. C., 1951) genauer bekannt gewordene Familie der *Protosuchidae* aus der Trias von Arizona eine besondere Rolle spielt.

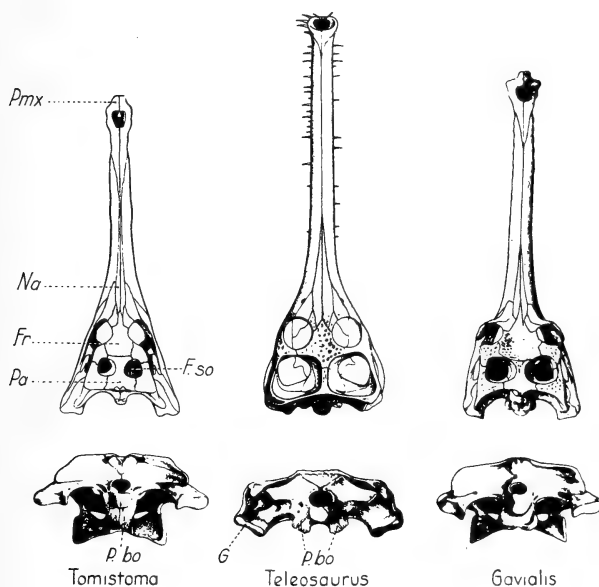


FIG. 2.

Schädel je eines Vertreters der Teleosauriden, Gavialiden und Tomistominen von dorsal und von hinten. Fr. = Frontale; F.so. = Fenestra supratemporalis; Na = Nasale; Pmx = Praemaxillare; P.bo. = Processus basioccipitalis; G = Gelenkfläche des Quadrato-Articular-Gelenkes.

Die Unmöglichkeit eines direkten evolutiven Zusammenhanges der Gavialiden und Tomistominen einschliesslich den *Thoracosaurinae* NÖRCSA's ergibt sich aus einer ganzen Reihe von morphologischen Besonderheiten, welche primäre Zusammenhänge der Gavialiden mit den Teleosauriden anzudeuten scheinen und dem Typus der Tomistominen widersprechen. Wie Figur 1 und Figur 2 zeigen, gehören dahin der dorsale Ansatz der Columna postorbitalis auf dem Jugale, die Form des letzteren (mit mehr oder weniger isodiametrischem Querschnitt der mittleren Zone), die Beteiligung des Frontale an der Fenestra supratemporalis, die Distanz zwischen

Praemaxillare und Nasale, die medioventrale Neigung der Gelenkachsen am Quadrato-Articular-Gelenk. In Figur 3 sind die wichtigsten Merkmalskategorien mit den Familien der *Crocodylia* zusammengestellt. Soweit die Merkmalsprägungen im Typus der einzelnen Familien auch für die Ordnung der *Crocodylia* als typophaen

	Lage der Choanen	Länge der Pterygoidea	Form des Kanaal f. Tub. a.	Länge des Basisphenoid	Form der Wirbel	Sutura parietopostorb.	Lagebeziehung d. Pubis	rel. Lage Nasale u. Pmx.	rel. Grösse d. Maxillare	Lage der Columna postor.	Differenzierung Gebiss	Form des Ilium	Konfig. d. äusse. Nas. Oeffg.	Form d. Quadratojugale	Form d. Pr. basioccipit.	Konfig. Symphyse Mandib.	Dorsalpanzer	Ventralpanzer	Lage der Orbita	Fenster d. Mandibula	Extremitäten	rel. Grösse d. Fen. sup.
Proterosuchidae																						
Kotochampsidae																						
Libycosuchidae																						
Kotosuchidae																						
Baurusuchidae																						
Sebecosuchidae																						
Atoposauridae																						
Theriosuchidae																						
Coniopholidae																						
Hylaeochampsidae																						
Teleosauridae																						
Bernissartidae																						
Pholidosauridae																						
Metriorhynchidae																						
Crocodylidae																						
Cavialidae																						
Stomatosuchidae																						

FIG. 3.

Die Verteilung von typophaenen und atypophaenen Merkmalen der *Crocodylia* innerhalb der einzelnen Familien-Typen. Strichelung bedeutet atypophaenes, Punktierung typophaenes Verhalten in Bezug auf den Ordnungstypus.

phaen anzusehen und in diesem Sinne ursprünglich sind, wurden die entsprechenden Felder durch Punktierung hervorgehoben. Horizontale Strichelung deutet einen im Hinblick auf den Ordnungstypus atypophaenen (abgeleiteten) Zustand an. Soweit eine begründete Ansicht über die Merkmalsprägung in einem Familien-Typus nicht gewonnen werden konnte, ist das betreffende Feld leer gelassen.

Von den für die *Protosuchidae* und die ganze Ordnung der *Crocodilia* als typophaen anzusehenden Merkmalen seien als besonders bedeutsam hervorgehoben:

Choanen durch Pterygoidea und Palatina gebildet

Pterygoidea kurz

Wirbel nicht procoel

Sutura parietopostorbitalis an der Oberfläche des Schädels vorhanden

Pubis am Acetabulum beteiligt

Nasalia gross, mit Praemaxillaria in Berührung, Schnauze kurz

Maxillaria nur wenig grösser als Praemaxillaria

Columna postorbitalis an der Oberfläche des Schädels

Starker Processus anterior am Ilium

Nasenöffnungen nach der Seite geneigt; paarig

Quadratojugale ohne Spina

Processus basioccipitalis ohne Verbreiterung nach unten

Splenialia nicht an der Symphyse beteiligt

Dorsalpanzer aus zwei Längsreihen gebildet, ohne abgegliederten Nackenschild

Bauchpanzer vorhanden

Mandibula mit Fenster an der Aussenseite

Elemente der vorderen Extremitäten nicht abgeplattet, mit verlängerten proximalen Elementen (Synradiale und Ulnare), ohne flossenförmige Spezialisierung.

Eine anatomische Reihe führt vom typophaenen Zustand der *Crocodilia* in der Beckenregion von *Protosuchus richardsoni* (Broom) bis zum atypophaenen Verhalten der rezenten Crocodiliden über verschiedene Zwischenstufen bei Teleosauriden und Metriorhynchiden. Durch diese Formenreihe der Beckenkonstruktion wird die Deutung des anteroventralen Elementes als „Epipubis“ endgültig widerlegt.

Als einzige in die untere Kreide zurückreichende Gruppe der *Eusuchia* galt bisher die nur durch ein Schädelfragment von *Hylaeochampsia* Owen belegte Familie der *Hylaeochampsidae*. Sie gehört wohl (wie vor allem die sonderheitliche Gestaltung des Gaumendaches zeigt) einer stark spezialisierten Seitenlinie der *Eusuchia* an. In diesem Zusammenhang ist nun eine Form aus der unteren Kreide (Wealden) von Belgien bedeutsam geworden,

die DOLLO (1883) in einer vorläufigen Mitteilung nur ungenügend beschrieben hatte. Es handelt sich um *Bernissartia*, welche von MOOK (1934) ebenso wie von NOPCSA (1928) zu den *Goniopholidae* gestellt wird. Das Institut Royal des Sciences Naturelles in Brüssel hat mir den sehr gut erhaltenen Originalfund zur monographischen Bearbeitung zur Verfügung gestellt. Die bisherige Untersuchung hat bereits ergeben, dass wir es hier mit einem Eusuchier zu tun

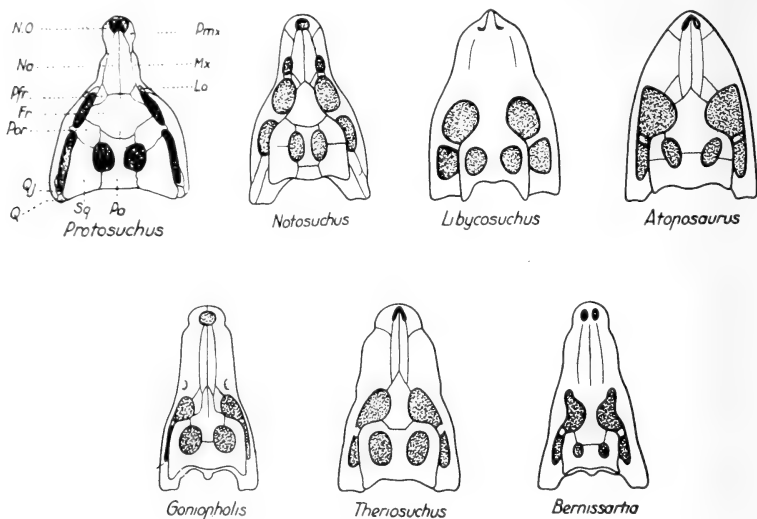


FIG. 4.

Die Schädelformen der brevirostralen und mesorostralen Crocodilier-Familien des Mesozoikum. Obere Reihe: Vertreter der *Protosuchidae*, *Notosuchidae*, *Libycosuchidae* und *Atoposauridae*. Untere Reihe: Vertreter der *Goniopholidae*, *Theriosuchidae* und *Bernissartidae*.

haben, der eine Vorläufergruppe der *Crocodylidae* repräsentiert. Die Unterschiede sind derart gering, dass später vielleicht die Einstufung als Subfamilie der Crocodyliden gerechtfertigt sein wird. (Die wichtigsten Unterschiede gegenüber dem letzteren sind: das Fehlen des Fensters an der Aussenseite des Unterkiefers, die ausserordentliche Breite der Scapula, die grosse anteroposteriore Ausdehnung der Dornfortsätze in der vorderen Region der Schwanzwirbelsäule und die eigentümliche Ausbuchtung am Vorderrande der Orbita.)

Die Verhältnisse des Schädels der *Crocodylia* erlauben vier verschiedene Formtypen der Schnauze zu unterscheiden.

1. Brevirostraler Typus: Schnauze kürzer als orbito-postorbitale Region, relativ hoch, mit meist paarigen Nasenöffnungen.
2. Mesorostraler Typus: Schnauze länger oder gleich lang wie orbito-postorbitale Region, relativ abgeflacht und breit, mit 2 Varianten:
 - a) Alligatoroider Typus: ohne horizontale Festonierung;
 - b) Crocodiloider Typus: mit horizontaler Festonierung.

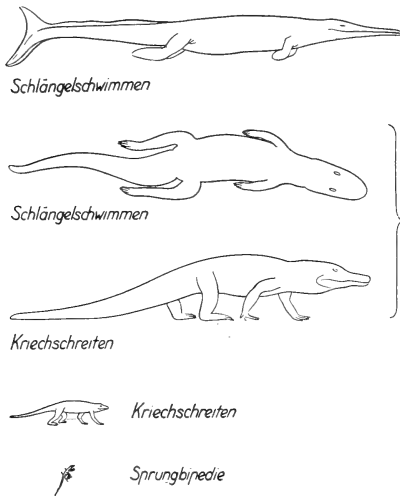


FIG. 5.

Die Lokomotionstypen der procrocodiliden Sphenosuchier und der Crocodilia. (In Berücksichtigung mittlerer Dimensionen der Adultformen in natürlichen Proportionen dargestellt.)

3. Longirostraler Typus: Schnauze mindestens zwei mal so lang wie orbito-postorbitale Region, mit zwei Varianten:
 - a) Fangrechen-Typus;
 - b) Pelikan-Typus.
4. Therapsidiomorpher Typus: mit hoher, « mesorostraler » Schnauze, und stark nach unten über den Unterkiefer vorragenden „Pseudocanini“.

Figur 4 zeigt die Schädelformen der mesozoischen Familien mit brevirostralem und mit mesorostralem Schnauzentypus. Dem

typophaenen Zustand der *Protosuchidae* (mit kleiner kurzer Schnauze und oberflächlich gelegener Columna postorbitalis) steht wohl der Typus der *Notosuchidae* am nächsten. Die Schnauze ist auch hier noch klein und die Columna postorbitalis ganz an der Oberfläche gelegen. Stärker spezialisiert sind die *Atoposauridae*

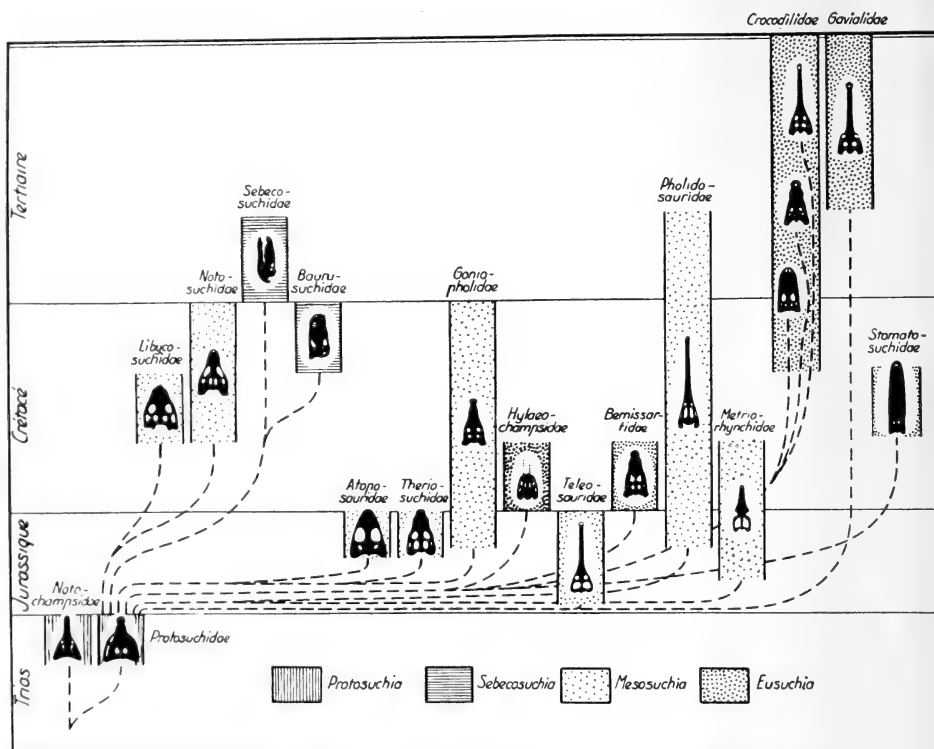


FIG. 6.

Schema der phyletischen Beziehungen zwischen den Familien der Crocodilia.

und die *Libycosuchidae*. Die zu den Mesosuchiern gehörenden mesorostralen Gruppen (*Theriosuchidae* und *Goniopholidae*) ebenso wie die *Bernissartidae* unter den Eusuchiern entsprechen dem crocodiloiden Schnauzentypus.

Der Pelikan-Typus ist nur bei der Gattung *Stomatosuchus* Stromer aus dem Cénomani (obere Kreide) von Libyen verwirklicht. Er zeigt eine enorm verlängerte Schnauze mit parallelen Rändern, schwachen Zähnen im Oberkiefer und völliger Zahnlosigkeit im Unterkiefer. Der vermutlich biegsame Unterkiefer von

ca. zwei Meter Länge trug höchst wahrscheinlich an der Unterseite eine als Schöpfapparat dienende mächtige Hauttasche. Eine Sonderform der mesorostralen Gruppe liegt vor in der Differenzierung von Gebiss und Schnauze beim „Schalenknacker-Typus“ von *Allognathosuchus polyodon* Cope.

Der Fangrechentypus ist in den mesosuchiden Familien der *Teleosauridae* und *Pholidosauridae* sowie in den recenten Familien der *Gavialidae* und *Crocodylidae* in parallelen Linien evoluiert worden. In den Crocodyliden sind die Subfamilien der *Crocodylinae* und *Tomistominae* durch eine anatomische Reihe verbunden, deren Spannweite vom crocodyloiden Typus der mesorostralen Gruppe bis zum extremen Bild des Fangrechen-Typus bei den Tomistominen reicht. Der Fangrechen-Typus ist verbunden mit einer Verkürzung der Extremitäten relativ zur Rumpflänge und einer relativen Verkleinerung des Schädels.

Innerhalb der Subfamilie der *Alligatorinae* geht die anatomische Reihe aus von der extrem kurzschnauzigen Gestalt bei *Arambourgia*, welche ich aus dem Oligocaen von Catalonien beschrieben habe (KÄLIN, 1939), zu der bis heute längsten Schnauzenform bei *Orthogenysuchus* aus dem Eocaen von Wyoming.

Auch innerhalb der *Gavialidae* beginnt die anatomische Formenreihe der Schnauze mit einer mesorostralen Art: *Gavialis breviceps* Pilgrim aus dem unteren Miocaen der Bugti-Hills.

Die *Metriorhynchidae* sind zwar schmalschnauzig, aber dennoch mesorostral und durch eine extreme Vergrößerung der oberen Schläfengruben gekennzeichnet, welche mit der enormen Ausbildung des Musculus pterygoideus zusammenhängt. Dazu gesellt sich die extreme Umbildung der Extremitäten zu Ruder- und Steuerorganen in Kombination mit einer hypobatischen Schwanzflosse ähnlich jener bei den Ichthyosauriern.

Wie schon früher nachgewiesen wurde (KÄLIN 1944), zeigen die recenten *Crocodylia* den Lokomotionstypus des Kriechschreitens, der, wie inzwischen die Beschreibung von *Protosuchus* gezeigt hat, bei diesem noch viel ausgesprochenener ist. Das zeigt vor allem die relative Länge der Extremitäten und die Konfiguration des Tarsus mit dem starken Tuber des „Calcaneus“ (Synfibulare). Im Übergang von der wahrscheinlichen Vorläufergruppe der Sphenosuchier bis zu den *Metriorhynchidae* lassen sich folgende Anpassungsstufen nachweisen (fig. 5).

1. Ausgangsstufe der procrocodiloiden Sphenosuchier: Bipedie (wahrscheinlich arboricole Sprungbipedie).
2. Protosuchidae: Kriechschreiten.
3. Meiste Crocodilier: Kriechschreiten kombiniert mit Schlangenschwimmen.
4. Metriorhynchidae: Spezialisiertes Schlangenschwimmen mit hypobatischer Schwanzflosse.

In Figur 6 sind die aus dem methodischen Vergleich der heute vorliegenden Sachverhalte sich ergebenden phyletischen Deutungen dargestellt. Der Abstand der einzelnen Familien vom linken Bildrand entspricht annähernd dem Ausmass der evolutiven Änderungen gegenüber dem morphologischen Typus der Protosuchia.

WICHTIGSTE LITERATUR

- KÄLIN, J. 1944. *Über die Lokomotion der Crocodiliden*. Rev. suisse Zool. T. 51, No. 18.
- 1945. *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen*. Bull. Soc. Frib. Sc. Nat. Vol. VII.
- *Crocodyles*, in: *Traité de Paléontologie*, publié sous la direction de Jean Piveteau, T. V. (paraîtra au courant de 1955). Masson & Cie, Paris.
- NOPCSA, F. 1928. *Paleontological Notes on Reptilia*. 7. Classification of the Crocodilia. Geol. Hung. Ser. Pal. I.
- MOOK, C. C. 1934. *The Evolution and Classification of the Crocodilia*. Journ. Geol. T. 42.

N^o 27. **R. Matthey**, Lausanne. — Deux contributions de la cytologie à la systématique des Microtinés.

Pitymys fatioi Mottaz, endémique dans la région de Zermatt, a la même formule chromosomique ($2N = 48$) que *P. multiplex* Fatio, espèce connue du Tessin et du nord de l'Italie. Il diffère par contre de *P. subterraneus* S.L. qui se rencontre dans les Alpes bernoises ($2N = 54$).

Arvicola scherman exitus Miller, *A. terrestris italicus* Savi, *A. t. persicus* Filippi possèdent 36 chromosomes et ne sont pas séparables morphologiquement. *Arvicola sapidus* Miller, forme méridionale remontant jusque dans la région parisienne, est dotée de 40 chromosomes et mérite probablement un statut spécifique. Ce travail est publié *in extenso* dans la *Revue suisse de Zoologie* (1955: 62: 163-206).

N^o 28. **H. Morgenthaler**, Bern. — Beobachtungen über die Eiablage von *Triton alpestris*.
Mit 2 Textabbildungen.

Die vorliegenden Beobachtungen wurden angeregt durch eine Bemerkung, die SPEMANN (1901) niedergeschrieben hat. Er stellte fest, „dass das Eimaterial bei *Triton taeniatus* auf der Höhe der Laichzeit für Eingriffe am günstigsten ist.“ Lassen sich solche Unterschiede im Laufe der Laichzeit an den Eiern nachweisen?

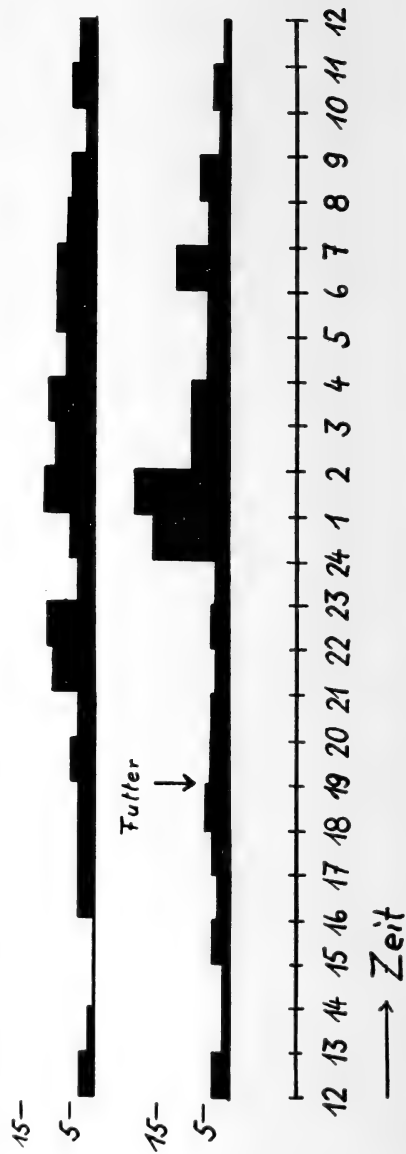
Die Untersuchungen wurden anlässlich einer grösseren Arbeit im zoologischen Institut Bern 1947 begonnen. Dabei handelt es sich nur um Molche, die im Freien gefangen wurden und nicht

Abb. 1:

Eizahl pro Tag



Abb. 2: Eizahl pro Stunde



um aus dem Ei aufgezogene. Ca. 120 Tiere teils aus der Umgebung von Bern, teils aus Graubünden wurden getrennt in 2 Sammelaquarien gehalten. Daneben waren einzelne Weibchen zusammen mit je 2 Männchen in Einzelaquarien untergebracht. Für meine Untersuchungen ergaben sich indessen keine grundlegenden Unterschiede zwischen den beiden Populationen (vergl. FISCHBERG 1947, S. 96).

Der Beginn der Eiablage im Frühling variiert stark bei verschiedenen Weibchen. Die Abb. 1 zeigt als Beispiel die Legetätigkeit eines Molches, der am 25. März 1948 auf dem Trockenen gefangen wurde, also sehr wahrscheinlich noch nicht mit der Eiablage begonnen hatte. Die Laichzeit dieses Tieres dauerte vom 2. April bis 25. Mai. In diesen 54 Tagen wurden in einem mehr oder weniger zweitägigen Rhythmus total 161 Eier abgelegt. Dabei ist die Eiablage an den einzelnen Tagen nicht gleichmässig. In Abb. 2 sind die Eier, die in einem Tag aus den Sammelaquarien stündlich abgelesen wurden, zusammengestellt. Es ergibt sich, dass die Eiablage nachts am intensivsten ist. Die Legetätigkeit lässt sich bis zu einem gewissen Grad beeinflussen. Füttert man die Tiere abends, so tritt eine längere Verdauungspause ein, während der nur vereinzelt Eier gelegt werden. Umso intensiver setzt nachher die Legetätigkeit wieder ein. Der einzige Unterschied zwischen Bernern und Bündnern war die Verspätung des Bündnerischen Rhythmus um ca. 2 Stunden gegenüber dem Bernischen.

Von den so gesammelten Eiern furchten sich eine ganze Anzahl nicht oder unregelmässig. Im Fall, der in Abb. 1 dargestellt ist, waren es 24 von den total 161 Eiern, also 15%. Nun wissen wir aber von FANKHAUSER (1925), dass polysperme Eier keine normale Entwicklung erwarten lassen. Lassen wir diese Eier weg, so bleiben 16 schlechte Eier von 161 (10%). Im Sammelaquarium entwickelten sich unter Weglassung der polyspermen 143 von 1071 Eiern nicht = 13,5%.

Teilt man die Legeperiode in 3 Teile und berechnet den Anteil der Eier, die sich nicht furchen, so ergeben sich folgende Zahlen: am Anfang 4 von 60, in der Mitte 4 von 52, am Ende 8 von 49. Die entsprechenden Zahlen im Sammelaquarium lauten: am Anfang 23 von 320 (7,1%), in der Mitte 18 von 335 (5,2%), am Ende 102 von 416 (25,5%).

Diese verbleibenden schlechten Eier lassen sich nochmals in 2 Gruppen teilen, die sich bei einiger Übung schon von aussen

unterscheiden. Bei einer kleineren Anzahl sieht man keinen Unterschied gegenüber den furchenden Eiern. Gegen Ende der Laichzeit tritt immer zahlreicher eine zweite Gruppe Eier auf, die sich dadurch auszeichnet, dass sie nicht prall sind, graues, dünnflüssigeres Plasma enthalten, und möglicherweise weniger pigmentiert sind. Diese letzte, äusserlich erkennbare Gruppe wurde auf Schnittpräparaten mit den Farbmethode nach BRACHET auf ihren Ribonukleinsäuregehalt untersucht und mit guten, prallen Eiern verglichen. Es ergaben sich indessen keine Anhaltspunkte, dass die Kernsäure den Unterschied in der Entwicklungsfähigkeit bedingt. Gute und schlechte Eier liessen sich mit Toluidinblau gleich gut färben, und auch der Dottergehalt scheint, soweit er sich untersuchen lässt, nicht verschieden zu sein (vergl. MORGENTHALER 1951, S. 595). Das zunehmende Auftreten der zweiten Gruppe gegen Ende der Laichzeit scheint darauf hinzudeuten, dass die Eierstöcke sich erschöpfen. HADORN und ZELLER (1944) haben bei *Drosophila* ein schlechter Werden des Eimaterials mit zunehmendem Alter nachgewiesen. Das lässt sich bei Molchen nicht ohne weiteres untersuchen, da alle meine Tiere, die in Gefangenschaft überwinterten, in den nächsten Frühjahren weniger Eier legten, von denen ein grosser Prozentsatz sich nicht furchten und die oben erwähnten Merkmale aufwiesen. Es scheint sich aber bei den Molchen nicht gleich zu verhalten wie bei *Drosophila*, da die Erscheinung sich jedes Jahr wiederholt.

Solche schlechten Eier kann man auch künstlich hervorrufen, wenn man die Molche einige Tage hungern lässt; und schliesslich traten sie auch beinahe 100% an einzelnen kalten Tagen auf.

Bei Beobachtungen an einem Molchgraben im Freien fand ich an diesen kalten Tagen kein einziges frisch gelegtes Ei. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass bei niedrigen Temperaturen im Freien keine Eier gelegt werden, während die Zimmertemperatur von ca. 16° die Molche zum Legen von schlechten Eiern angeregt hat.

Schlechte Eier, d. h. solche, die nicht furchen, können also in drei Gruppen eingeteilt werden: 1. die Polyspermen, 2. solche, die bei Erschöpfungszuständen gelegt werden, was bei den Eierstöcken gegen Ende der Laichzeit normal ist, aber auch während der Laichzeit wegen Hunger oder Kälte vorkommen kann, und 3. Eier, die sich aus unbekannten Gründen nicht entwickeln.

LITERATUR

- BRACHET, J. 1947. *Embryologie chimique*. Masson, Paris, 2. Aufl.
- FANKHAUSER, G. 1925. *Analyse der physiologischen Polyspermie des Tritoneies auf Grund von Schnürungsexperimenten*. Arch. Entw. mech. 105.
- FISCHBERG, M. 1947. *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie durch Kältebehandlung der Eier von Triton alpestris aus verschiedenen Populationen*. Genetica 24.
- HADORN, E. und H. ZELLER. 1944. *Fertilitätsstudien an Drosophila I. Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall*. Arch. Entw. mech.
- MORGENTHALER, H. 1951. *Zytologische und histochemische Untersuchungen an diploiden und haploiden Keimen von Triton alpestris*. Rev. suisse Zool. 58.
- SPEMANN, H. 1901. *Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei I*. Arch. Entw. mech. 12.

N^o 29. **U. Rahm**, Basel. — Beobachtungen an den Schuppentieren *Manis tricuspis* und *Manis longicaudata* der Elfenbeinküste. (Mit 2 Textabbildungen.)

Während meines dreijährigen Aufenthaltes an der Schweizerischen Forschungsstation an der Elfenbeinküste hatte ich Gelegenheit, das Weissbauchschuppentier *Manis (Phataginus) tricuspis* (Rafinesque) und das langschwänzige Schuppentier *Manis (Uromanis) longicaudata* (Brisson) in Gefangenschaft zu halten und zu beobachten. Eine erfolgreiche Haltung ist nur bei einwandfreiem Gesundheitszustand der Tiere möglich. Durch Schlingenfallen oder Buschmesser verletzte Tiere gingen in Gefangenschaft trotz Wundbehandlung in den ersten 8—14 Tagen ein. Die Schuppentiere lebten in einem grossen, vergitterten Raum im Erdgeschoss des Labors. Sie erwiesen sich als raffinierte Ausbrecher,

welche sich dank ihres Schuppenkleides durch kleinste Öffnungen hindurchzwängen konnten.

Manis tricuspis: Ein frisch eingefangenes Weissbauschuppentier ist sehr scheu und rollt sich zu der charakteristischen Kugel zusammen, die seine einzige passive Abwehrmöglichkeit darstellt. Der Kopf wird dabei gegen die Brust gelegt und seitlich von den Vorder- und Hinterbeinen geschützt. Der Schwanz wird um den ganzen Leib gerollt und oft hakt sich die Schwanzspitze in den Körperschuppen fest. Nur mit Mühe kann man das Tier entrollen und ist es endlich ausgestreckt, so überrascht einem eine aktive Abwehrreaktion des Tieres, es spritzt dem „Gegner“ seinen Harn entgegen. SCHOUTEDEN ist der Ansicht, dass dies die Flüssigkeit der Analdrüse ist. Ich konnte jedoch einwandfrei feststellen, dass es sich um eine Harnabgabe handelt. Die Analdrüse wirkt nur sekundär mit. Oft wird auch nach einiger Zeit, wenn man das Tier weiter belästigt, Kot abgegeben.

Manis tricuspis ist ausgesprochen nächtlich und sucht am Tage dunkle, geschützte Orte als Schlafstelle auf. Die Tiere sind ganz dem Baumleben angepasst und ich stellte ihnen in Gefangenschaft Äste zum Klettern zur Verfügung. Als Schlafstelle hatten sie in erhöhter Lage eine Kiste mit Holzwolle, welche oben zur Hälfte zugedeckt war. Die Tiere gruben sich jeweils ganz in die Holzwolle ein und schliefen meist als Kugel zusammengerollt. In der Regel suchten sie jeden Tag diese Schlafstelle erneut auf, doch kam es gelegentlich vor, dass sie ohne scheinbaren Grund eine andere Kiste oder einen geschützten Ort hinter den Kisten als Schlafstelle wählten. Die drei Exemplare, welche ich 1954 zusammen hielt, schliefen meist beisammen, oft sogar als grosser Kneuel ineinander verwickelt.

Kurz nach Einnachten verliessen die Tiere ihre Schlafstelle und gingen auf die Suche nach Nahrung aus, die ich ihnen meist um diese Zeit darbot. Sie kletterten gerne an Kisten, Ästen und dergleichen empor. Dabei pressen sie die Handballen seitlich an die Gegenstände um sich festzuhalten. Dann werden der Körper, die Hinterbeine und der Schwanz nachgezogen, worauf sich dann das Tier auf die gleiche Weise mit den Hinterextremitäten festhält. Der Schwanz dient oft zum Ausbalancieren des Gleichgewichtes, sofern er nicht selbst zum Festhalten verwendet wird. Obwohl das Weissbauschuppentier sicher vorwiegend auf den Bäumen lebt,

hält es sich aber nicht ungern auf dem Boden auf. Dies lässt sich schon daraus schliessen, dass viele Tiere mit den am Boden aufgestellten Schlingenfallen gefangen werden.

Die Weissbauschuppentiere ernähren sich sowohl von Termiten als auch von Ameisen, doch ziehen sie eindeutig Termiten vor. Die Ameisen scheinen durch ihre Bisse *Manis tricuspis* weit stärker zu belästigen als *Manis longicaudata*. Das Weissbauschuppentier kann nicht alle Termitenbauten, die es in der Natur



Abb. 1.

Manis tricuspis mit Jungtier.

findet, als Nahrungsquelle ausbeuten. Gewisse Termitennester wie zum Beispiel diejenigen von *Cephalotermes*, *Cubitermes* und *Pro-cubitermes* sind so hart, dass sie die Schuppentiere trotz der starken Grabwerkzeuge nicht aufzubrechen vermögen. Zerstückelt man solche Nester, so werden auch diese Termitenarten gefressen. Gibt man den Tieren hingegen die weicher gebauten Baumnester von *Nasutitermes* oder *Microcerotermes*, so beginnen sie sogleich mit dem Aufbrechen der Bauten. Die Klauen graben dabei haarscharf links und rechts der Schnauze, welche gleichzeitig in die im Nest entstehende Höhlung vordringt. Die lange, spitze Zunge ist ständig in Bewegung und sticht wie eine Nadel in die kleinen Gänge der Termitenbauten ein, um die Beute aufzunehmen. Die Zunge wird stets mit klebrigem Speichel benetzt. Viele Autoren bemerken, dass die Schuppentiere mit der Insektennahrung gleichzeitig auch Steinchen aufnehmen, die beim Zermahlen der Nahrung mithelfen

sollen. Von den 15 Exemplaren, die ich sezierte, wies nur eines solche Steinchen auf. Die Tiere, welche ich in Gefangenschaft hielt, hatten nie Gelegenheit, Steinchen oder Sand aufzunehmen und zeigten dennoch eine normale Verdauung. Es ist möglich, dass bei den beiden Baumformen *Manis tricuspis* und *longicauda* die mit der Nahrung aufgenommenen Ameisen- und Termitenneststückchen eine gewisse Mahlfunktion im Magen ausüben, aber regelmässig mit dem Kot wieder abgegeben werden. Die Tiere werden von einer eigentlichen Grabwut gepackt und reissen den Termitenstock auseinander oder höhlen ihn aus. Eigenartigerweise ziehen sie es in der Regel vor, an einem Termitenhügel zu scharren, statt daneben frei auf dem Boden dargebotene Termiten aufzunehmen. Die Termitensoldaten beginnen sogleich das Schuppentier anzugreifen und beissen sich mit den Kiefern an allen nicht mit Schuppen bedeckten Körperstellen fest. Während der Nahrungsaufnahme streift es sich mit den Vorderextremitäten die Termiten vom Kopfe ab. Die Augen sind durch starke Augenlider geschützt, eine äussere Ohrmuschel fehlt, der Gehörgang ist leicht verschliessbar und die Nasenöffnungen sind sehr klein. Wird das Tier zu stark von den Termiten belastigt, so unterbricht es für kurze Zeit seine Mahlzeit und beginnt sich auf eine eigenartige Weise der Angreifer zu entledigen. Um sich die Termiten an Brust und Bauch abzustreifen oder zu zerquetschen, rutscht es, alle Viere von sich streckend, über den Boden. Zwischen dem Rutschen richtet es sich jeweils wieder kurz auf, um erneut für die Rutschpartie einen Anlauf zu nehmen. Die zweite Putzprozedur gilt denjenigen Termiten, die sich unter den Schuppen verkrochen haben und sich an der Schuppenbasis festbissen. Es zwingt sich zwischen Kisten und anderen Gegenständen hindurch, auf eine Art und Weise, dass die Rückenschuppen stark aufeinander gepresst werden und die Termiten zerquetschen. Deshalb sind die Rückenschuppen bei alten Exemplaren immer stark abgenutzt. Dann beginnt es von neuem mit der Mahlzeit. Die pro Nacht aufgenommene Termitenmenge beträgt 150—200 g, wie ich aus frei dargebotenen Termiten errechnen konnte. Ameisen werden als Nahrung auch aufgenommen, doch kann man das Weissbauschuppentier gut nur mit reiner Termitennahrung halten. Wichtig ist, dass die Tiere immer Wasser zur Verfügung haben, welches sie mit der Zunge lecken.

Die wurstförmigen, harten Exkremente werden an irgendwelchen Stellen abgegeben. Obwohl sie öfters am gleichen Orte deponiert werden, kann man nicht von typischen Kotstellen sprechen.

Das Weissbauchschuppentier lässt sich leicht eingewöhnen und zähmen. Schon nach 8 Tagen Gefangenschaft kamen die Tiere auf mich zu und rollten sich nicht mehr ein, wenn ich sie berührte. Wenn ich am Tage in ihrem Gehege einen Termitenstock

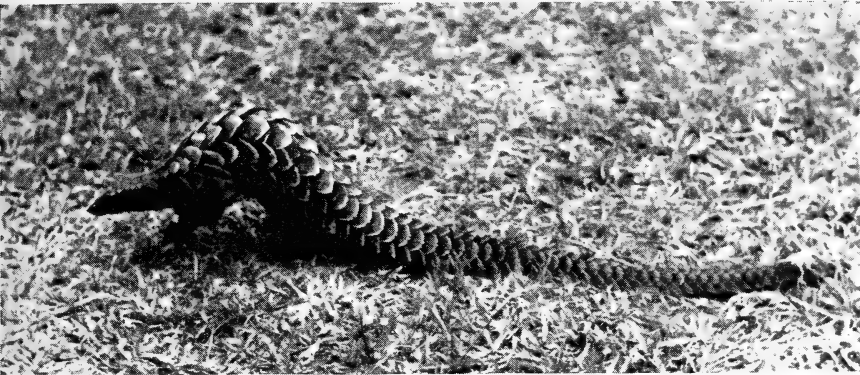


Abb. 2.

— *Manis longicaudata*.

zerkleinerte, kamen sie sogar aus ihrer Schlafstelle hervor. Jungtiere, die ich zu den Adulttieren gesellte, wurden ohne weiteres adoptiert. Bekanntlich führen die Schuppentierweibchen ihre Jungen auf der Schwanzbasis spazieren, wo sie sich seitlich festklammern. Auch Adulttiere lassen sich öfters voneinander auf diese Art transportieren und gelegentlich hingen alle drei Exemplare so aneinandergekuppelt. Beim Schlafen rollt sich das Jungtier in das Muttertier ein.

Für die Haltung von Schuppentieren in Zoologischen Gärten wäre ein Nahrungswechsel unumgänglich. Ein Weissbauchschuppentier konnte ich auf andere Nahrung umgewöhnen. Ich gab ihm gekochte, gehackte Eier, gekochten Reis, zerkleinerte Bananen und hie und da auch fein geschabtes Fleisch. Zuerst bot ich ihm neben dieser Nahrung alle 5 Tage wieder Termiten dar, dann

hielt ich es aber drei Monate nur mit anderer Kost. Die Tagesration betrug ein halbes Ei, eine Handvoll Reis und eine halbe Banane. Für die Nahrungsumgewöhnung war es von grossem Nutzen, dass das Tier völlig zahm war. Leider starb es, als ich drei Wochen abwesend war und das Tier von einem Eingeborenen gepflegt wurde. Der Versuch zeigt immerhin, dass eine Nahrungsumstellung unter günstigen Bedingungen und guter Pflege durchführbar ist.

Ein zwei bis drei Tage altes Jungtier konnten wir 5 Wochen lang mit Pelargon-Pulvermilch ernähren. Es nahm pro Mahlzeit 3—4 ccm Milch alle 3 Stunden mit der Zunge auf. Vor jeder Mahlzeit verstrichen 10-15 Minuten bis es bereit war, die Milch zu nehmen und es erwies sich als gutes Stimulans, das Junge an unserer Haut, besonders an den Wangen und Ohren zuerst lecken zu lassen.

Manis longicaudata: Vom viel selteneren langschwänzigen Schuppentier konnte ich drei Tiere während einiger Wochen in Gefangenschaft halten. Ich stellte fest, dass sein Verhalten mit demjenigen des Weissbauchschuppentieres weitgehend übereinstimmt. *Manis longicaudata* ist jedoch ein ausgesprochenes Tagtier. Es verliess bei Tagesanbruch die Schlafstelle, tummelte sich im Raum und begann sofort zu fressen, wenn ich ihm Ameisen darbot. Alle Exemplare bevorzugten von Sonne beschienene Plätze im Gehege, wo sie, meist in etwas erhöhter Lage, lange bewegungslos ruhten. Die Nahrungsbeschaffung für das langschwänzige Schuppentier ist selbst in tropischem Gebiet schwierig, da es eindeutig Ameisen bevorzugt. Da die Ameisen bei der geringsten Störung an die Nestoberfläche kommen, braucht sich das Schuppentier nur hinzustellen und mit der Zunge die Ameisen wegzuwischen und aufzunehmen. Erst wenn nur noch wenige Ameisen auf der Nestoberfläche vorhanden sind, beginnt auch *Manis longicaudata* mit den starken Krallen der Vorderextremitäten das Nest aufzubrechen.

Leider hatte ich nur kurze Zeit Exemplare von *Manis longicaudata*, so dass ich nie einen Nahrungswechsel versuchte. Auch scheint mir diese Art viel heikler zu sein in Gefangenschaft.

Beide Schuppentierarten waren regelmässig von Zecken parasitiert, die sich hauptsächlich an der Basis der Nacken- und Rückenschuppen ansiedelten und sich dort in der Haut festsaugten.

Es handelt sich sowohl bei *Manis tricuspis* als auch bei *Manis longicaudata* um *Amblyomma cuneatum* (Neumann), die mir in freundlicher Weise von Dr. J. COLAS BELCOUR bestimmt wurden. Die Cestoden, welche ich im Darm der beiden Schuppentierarten fand, werden von Prof. J. G. BAER bearbeitet.

LITERATUR

- BIGOURDAN et PRUNIER. 1937. *Les Mammifères sauvages de l'Ouest africain et leur milieu*. Montrouge, Jean de Rudder.
- DEKEYSER, P. L. 1953. *Les Pangolins*. Notes Africaines IFAN, Dakar. No 57.
- HATT, R. T. 1934. *The Pangolins and Aard-Varks collected by the American Museum Congo expedition*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. LXVI.
- JEANNIN, A. 1936. *Les Mammifères sauvages du Cameroun*. Paris.
- POCOCK, R. I. 1924. *The external characters of the Pangolins*. Proc. Zool. Soc. London.
- RAHM, U. 1953. *Über einige Säugetierfallen der basse Côte d'Ivoire*. Acta Tropica, Basel.
- SCHOOTEDEN, H. 1930. *Les Pangolins*. Rev. Zool. et Bot. Afr. XVII (4).

No 30. **P. D. Nieuwkoop**, Utrecht. — Die neurale Induktion bei Amphibien. Autonomie und Abhängigkeit als Leitprinzipien.

(Hubrecht Laboratorium, Utrecht.)

Die Schule SPEMANNs hat gezeigt, dass die Neuralinduktion ein vom Urdarmdach abhängiger Prozess ist, der sich während der Gastrulation vollzieht. Von dieser Abhängigkeit leiten sich die Begriffe der Induktion und der Determination ab. Diese Entwicklung führt schliesslich zu dem wohlbekannten Bau des Zentralnervensystems. SPEMANN zeigte 1931, dass die regionale Gliede-

rung des induzierten Nervensystems zum grössten Teil auf regionalen Unterschieden der Induktion beruhen muss, da der vordere Teil des Urdarmdaches (die junge Urmundlippe) Kopf und der hintere Teil (die alte Urmundlippe) Rumpf und Schwanz induziert. Die regionale Lage des Implantates im Wirt kann jedoch die Induktion beeinflussen, sodass noch kein endgültiges Muster existieren kann. Die DALCQ-PASTEELSSche Schule hat 1937/38 den Ursprung der Regionalität auf rein quantitative Unterschiede zurückzuführen versucht und den Begriff des morphogenetischen Potentials entwickelt.

Durch eigene Arbeit am Hubrecht Laboratorium hat sich jedoch in den letzten Jahren das Grundproblem der neuralen Induktion wesentlich verändert.

Mittels einer neuen Technik der Implantation von Ektodermfalten, NIEUWKOOP et al. 1952, können die Induktionsverhältnisse lokal qualitativ und quantitativ analysiert werden, da sich die verschiedenen Einflüsse je nach ihrer Stärke in den Falten ausbreiten. Ob man es hier mit Diffusionsvorgängen oder mit ganz anderen Prozessen zu tun hat, ist noch eine offene Frage. Es zeigt sich, dass die Lage des Implantats in der Neuralplatte den Charakter der Induktion bestimmt. Im prächordalen Bezirk bilden sich prosencephale Gehirnteile mit dem Telencephalon in apikaler Position. Im rhombencephalen Gebiet sind die Induktionen recht kompliziert und zeigen eine ganze Serie von Gehirnteilen: basal ein Rhombencephalon und mehr apikal alle mehr kranialen Gehirnteile. Das gilt auch noch für das vorder Rückenmark, obwohl sich hier die prosencephalen Strukturen kaum durchsetzen können und verhältnismässig klein werden. Im kaudalen Rumpf, wo sich basal Rückenmark entwickelt, bilden sich im apikalen Teil des aktivierten Ektoderms als Ausdruck kranialer Tendenzen nur noch rhombencephale Strukturen. Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass kompetentes Ektoderm nach künstlicher Aktivierung durch erhöhte oder erniedrigte Wasserstoffionenkonzentration nicht nur neurale sondern auch rein prosencephale Strukturen bildet (HOLTFRETER 1944-47), wurde die folgende Erklärung der Faltenimplantatversuche entwickelt. Es gibt zwei verschiedene Induktionsprozesse: eine Aktivierung des Ektoderms, welche die Grösse des Neuralgebietes bestimmt und dann zur autonomen Ausbildung prosencephaler Strukturen führt; und 2. ein regionaler Prozess der

Transformation, der je nach der Intensität, die Entwicklung mehr oder weniger stark in kaudaler Richtung ablenkt. In den Falten kommt die Zusammenarbeit autonomer und abhängiger Entwicklungsfaktoren in Form einer abgestuften Gliederung zum Ausdruck. Neuerdings haben wir uns (NIEUWKOOP & v. NICHTVEGT 1954) noch einer weiteren Technik bedient, der sog. „Sandwich“-Technik. Auch dabei ergab sich der gleiche Gliederungsprozess, doch erfolgte die Gliederung nicht nur in einer Richtung, sondern konzentrisch. Beide Methoden führen zu den gleichen Ergebnissen. Die beiden Induktionswirkungen, welche zur Aktivierung und Transformation führen, haben eine verschiedene Verteilung im Urdarmdach. SALA hat in Utrecht die kranio-kaudale Verteilung mit der Sandwichtechnik untersucht („joint team-work“-Publikation 1955). Die Aktivierung steigt rasch an, hat ihr Maximum am Vorderende des Chordabereichs und sinkt in kaudaler Richtung wieder rasch ab, um im Schwanz-mesodermbereich fast ganz zu verschwinden. Dagegen steigt die Transformation erst im rhombencephalen Gebiet an und nimmt in kaudaler Richtung immer mehr zu.

Wie schon SPEMANN gezeigt hat, ist der Induktionsprozess ein dynamischer Prozess. Leider hat man den dynamischen Charakter der Induktion später oft zu wenig beachtet, und den Induktionsprozess viel zu statisch betrachtet. Vor kurzem haben WADDINGTON & YAO 1950 wieder auf die Bedeutung der Dynamik hingewiesen.

Frau EYAL-GILADI 1953 hat den dynamischen Charakter klar hervorgehoben, nachdem sie durch die zeitliche und räumliche Unterbrechung der Induktion zeigen konnte, dass während der Gastrulation eine aktivierende Welle, welche vom prächordalen Urdarmdach ausgelöst wird, im Ektoderm von hinten nach vorne geht. Darauf folgt eine Welle von transformierenden Einflüssen, welche während der Gastrulation an Intensität zunimmt, wenn mehr kaudale Teile des Urdarmdaches eingerollt werden. Das bedeutet, dass das präsumptive Rückenmarkgebiet alle Stufen der Aktivierung und Transformation durchläuft, bevor es endgültig zu Rückenmark determiniert wird. Vielleicht gilt dies auch für das Schwanzmesoderm.

Die Versuche von HOLTFRETER 1944-47 über die künstliche Aktivierung, welche in den letzten Jahren von YAMADA 1950 und im vorigen Jahre von GLENISTER und HORI in Utrecht wieder

aufgenommen wurden, zeigen, dass die aktivierende Wirkung wahrscheinlich ziemlich unspezifischer Natur ist. HORI und NIEUWKOOP 1955 konnten zeigen, dass die Aktivierung dem Alles oder Nichts-Gesetz folgt, indem entweder keine oder eine maximale Reaktion auftritt. Es entwickeln sich nämlich unter der Einwirkung denaturierter Induktoren (Chorda) und unter dem Einfluss schädigender Wirkungen von Salzlösungen prosencephale Gebilde, welche sich, obwohl sie von ganz verschiedener Grösse sein können, in mediane Strukturen des Nervensystems differenzieren: sie bilden entweder kleine telencephale Hemisphären oder Augenstrukturen (Tapetum und bezw. oder Retina). Sind die neuralen Gebilde grösser, so entwickelt sich ein Prosencephalon mit tel- und dien-cephalen Teilen. HOLTFRETERS Ausdruck „Release mechanism“ (Entriegelungs-Vorgang) scheint mir zur Charakterisierung der Aktivierung am besten geeignet. Den entstehenden Gebilden fehlt jede Neuralleistenstruktur! Die Differenzierung ist entweder epidermal oder neural. Die Neuralleistenstrukturen bilden sich durch Auflockerung der peripheren Zellen der Neuralinduktion sobald auch schwach transformierende Einflüsse wirksam sind. Wenn stärkere transformierende Einflüsse wirksam sind, wird die ganze Entwicklungsrichtung offenbar abgelenkt („joint team-work“-Publikation 1955). Es ist sehr interessant, dass die weitere Entwicklung zu Rhombencephalon oder Rückenmark offenbar wieder autonom vor sich geht, wenn der transformierende Einfluss lange genug eingewirkt hat (einige Stunden). Auch hier sind die abhängigen Entwicklungsphasen offenbar kurz, und sind sie zwischen längere Phasen mit autonomer Entwicklung eingeschaltet.

Vor kurzem hat Frl. BOTERENBROOD eine Analyse der Selbstorganisationsfähigkeit des Ektoderms in Angriff genommen. Die Experimente zeigen, dass desaggregierte und nachher reaggregierte vordere Neuralplatte zusammen mit Ektoderm, im Stande ist, nicht nur eine Segregation in Ektoderm, Neuralleiste und Neuralgewebe herbeizuführen, sondern auch alle essentiellen prosencephalen Organdifferenzierungen neu zu bilden. Es zeigen sich verschiedene Organisationstypen, die teilweise von mechanischen Faktoren abhängig sind. Den höchsten Realisationsgrad zeigen die Augen (mediane Strukturen der Neuralplatte), welche oft einen stark dominierenden Einfluss haben (vergleiche LEHMANN 1948). Man darf schon hieraus schliessen, dass im autonomen Segrega-

tionsprozess das Prinzip der physiologischen Dominanz eine sehr wichtige Rolle spielt.

Das kompetente Ektoderm ist offenbar ein hochgeladenes System, in welchem alle Energiequellen und Enzymsysteme schon vorhanden sind, welche für eine vollständige Entwicklung und Differenzierung notwendig sind. Die erste Phase der Induktion, die Aktivierung, ist nur eine Entriegelung dieser wahrscheinlich teilweise inaktiven Systeme. Hierfür kann man der Begriff des morphogenetischen Potenzials, welcher quantitativ verschiedene Aktivitätszustände und nicht gleichberechtigte nebeneinanderstehende Entwicklungsrichtungen voraussetzt, kaum anwenden. Ob man diesen Begriff noch für die Transformation anwenden kann, welche einen quantitativ gestuften Charakter zeigt, ist ebenfalls fraglich, da es sehr gut möglich ist, dass z.B. ein anderes Enzymsystem durch den transformierenden Einfluss deblockiert wird, und dass auch hier eine maximale Leistung autonom zustande kommt.

LITERATURVERZEICHNIS

- DALCQ, A. & J. PASTEELS. 1937. Arch. de Biol. 48: 4, 669-710.
— 1938. Bull. Acad. Roy. Méd. Belg., 6^e série, 3: 261-308.
EYAL-GILADI, H. 1954. Arch. de Biol. 65: 2, 180-260.
HOLTFRETER, J. 1944. J. Exp. Zool. 95: 3, 307-340.
— 1945. J. Exp. Zool. 98: 2, 161-209.
— 1947. J. Exp. Zool. 106: 2, 197-222.
HORI, R. & P. D. NIEUWKOOP. 1955. Proc. R. Acad. Sci. A'dam (im Druck).
LEHMANN, F. E. 1948. Arch. Klaus-Stiftung f. Vererb.forsch. 23: 3/4, 568-573.
NIEUWKOOP, P. D. and others 1952. J. Exp. Zool. 120: 1, 1-108.
— & G. v. NIGTEVECHT. 1954. J. Embryol. exp. Morph. 2: 3, 175-193.
— and collaborators (joint team-work publication). 1955. Proc. R. Acad. Sci. A'dam (im Druck).
SPEMANN, H. 1931. Roux' Arch. 123: 390-517.
WADDINGTON, C. H. & T. YAO. 1950. J. Exp. Biol. 27: 2, 126-144.
YAMADA, T. 1950. Embryologia I: 1, 1-20.
-

N^o 31. **Karl Gösswald**, Würzburg. — Zur Kastenbestimmung bei Ameisen.

(Institut f. Angewandte Zoologie der Universität Würzburg.)

I. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG.

Die Bildung von Insektenstaaten ist geknüpft an eine Sonderung ihrer Gemeinschaft in Geschlechtstier- und Arbeiterkasten. Indem die Hauptmasse des Insektenvolkes, nämlich die sog. Arbeiterkaste, zufolge ihrer physischen und psychischen Organisation im wesentlichen auf eigene Fortpflanzung verzichtet, ist der Grund gelegt zu einem reibungslosen Zusammenleben, das andernfalls an dem Fortpflanzungstrieb und Brutegoismus der Einzelindividuen scheitern müsste, weil in den Tierstaaten der Zusammenschluss ja keineswegs wie beim Menschen auf höheren Motiven fassen kann. Darüber hinaus werden bei den Insektenstaaten durch die erwähnte organische Differenzierung Kräfte frei für eine spezifische Weiterentwicklung sowohl der Arbeiterkaste wie der Geschlechtstierkaste mit dem Erfolg der Entfaltung eines hohen Arbeits- und Fortpflanzungspotentials zum Vorteil des Gesamtvolkes.

Wegen dieser grundlegenden Bedeutung der Kastendifferenzierung für das soziale Zusammenleben der staatenbildenden Insekten verdient die Frage nach den Vorgängen, die zur Bildung der Kasten führen, unser besonderes Interesse. Ein Sammelreferat unserer Kenntnisse zur Kastenbildung sämtlicher staatenbildender Insekten ist nicht vorgesehen; auch im Rahmen der Ameisen muss ich mir zeitbedingt Beschränkungen auferlegen, indem ich hauptsächlich auf eigene Ergebnisse Bezug nehme und vor allem auf solche, die ich in Zusammenarbeit mit meinem Mitarbeiter Dr. BIER bei Waldameisen (*Formica rufa* L.) gewonnen habe. Wir stehen in den allerersten Anfängen und müssen bescheiden sagen, dass wir weit davon entfernt sind, allgemein gültige Gesetzmässigkeiten aufzeigen zu können. Sogar bei nahe stehenden Arten sind die Ergebnisse sehr verschieden!

Bevor wir auf unser eigentliches Thema eingehen, sei in Erinnerung gebracht, dass die Arbeitereigenschaften durch Voll-

weibchen, also sog. Königinnen, vererbt werden. Zwar sind die Arbeiterinnen mancher Arten in der Lage Eier zu legen, aus denen sich zumeist ♂♂ entwickeln, aber dieser Weg der Vererbung von Arbeitereigenschaften stellt eine Ausnahme dar.

Die Kastendetermination (= KD) kann auf verschiedenen Ursachen beruhen. Während dem Unterschied zwischen der Bildung von Vollweibchen und Arbeiterinnen überwiegend trophogene und blastogene Faktoren zugrunde liegen, ist der Unterschied zwischen ♂♂ und ♀♀ durch den Chromosomenmechanismus und zwar überwiegend im Sinne Dzierzon's bestimmt. Zur Ausgestaltung des Phaenotyps jeder Kaste wiederum wirken sekundäre Faktoren aus der engeren und weiteren Umgebung mit. Ungelöst ist die Frage nach den Vorgängen, die bei sozialparasitischen Ameisenarten zur allmählichen Rückbildung des Arbeiterstandes bis zur völligen Arbeiterlosigkeit geführt haben.

II. DETERMINATION VON ♀♀ UND ♂♂.

Bisher standen sich bekanntlich zwei Anschauungen über die Ausprägung des weiblichen Dimorphismus der Ameisen gegenüber, die blastogene, hauptsächlich vertreten durch Forel und die trophogene mit Emery an der Spitze. Da der Ausdruck blastogen später in recht verschiedener Bedeutung gebraucht und zum Teil dem Terminus genetisch gleichgestellt wurde, sei ausdrücklich betont, dass wir bisher für eine genetische, also auf chromosomalen Verschiedenheiten beruhende Differenzierung des Weibchen- und Arbeiterinnenstandes in unseren Experimenten keinen Anhaltspunkt gewinnen konnten. Unter der Bezeichnung „blastogen“ fassen wir sämtliche Faktoren der Kastendetermination zusammen, die ohne von den im Kern bzw. Cytoplasma lokalisierten Genen der Eizelle selbst ihren Ausgang zu nehmen bis zur Ablage des Eies auf die Oozyte einwirken. Die reine trophogene KD weist auf eine Beeinflussung der Larven durch den Vorgang ihrer Ernährung hin. Nun kann aber auch die blastogene KD durch Ernährung vordisponiert sein und zwar durch die Art und Weise, wie die Oocyten in den Ovariolen mit Nährstoffen versorgt werden. Damit ist bei der blastogenen KD ein trophischer Einfluss bereits in einem frühen Entwicklungsstadium des Eies wirksam, statt wie bei der

trophogenen KD erst im Larvenstadium. Das Ei bekommt dann bei dieser Art der blastogenen KD unter bestimmten Voraussetzungen die Potenz für die Entwicklung sowohl zum Vollweibchen wie zur ♂ mit. Endgültig wird die Entwicklung solcher bipotenter Eier zum Vollweibchen bzw. zur ♀ im Fall der Kleinen Roten Waldameise erst im Larvenstadium realisiert. So können also blastogene und trophogene KD ineinander übergreifen.

1. *Nachweis blastogener Differenzierung der weiblichen Kasten bei der Kleinen Roten Waldameise (Formica rufopratensis minor).*

Die polygyne Kleine Rote Waldameise eignet sich wegen der Vielzahl ihrer Königinnen besonders gut zu Versuchen über die KD. Es ist also leicht, genügend Königinnen der Kleinen Roten Waldameise zu gewinnen. Ihre Arbeiterinnen sind allerdings in Gefangenschaft verhältnismässig schlecht zur Aufzucht von Brut geeignet, vielleicht gerade deshalb, weil die Nester wegen des Königinnenreichtums besonders individuenreich sind und auch in solchen Fällen die Abspaltung von ♀♀, die unter natürlichen Verhältnissen in grossen Mengen zusammenwirken, einen stärkeren Eingriff bedeutet als bei weniger individuenreichen Kolonien. Die ♂♂ der rel. individuenärmeren Wiesenameise *Formica pratensis* leisten jedoch zur Aufzucht auch der Waldameisen als Ammen ausgezeichnete Dienste. Selbstverständlich liefen parallel Versuchsreihen mit Waldameisen-♀♀ als Pflegerinnen der Brut, da man anfänglich nicht wissen konnte, wie sich die Verwendung fremdartiger ♂♂, die ganz andere trophische Eigenschaften mitbringen konnten, auswirken würde. Solche Vorsicht war umso mehr geboten, als bei den Waldameisen und den Wiesenameisen ein ganz anderer Rhythmus in der Aufzucht von Geschlechtstieren zutage tritt. Während nämlich die Waldameisen nur einmal im Jahr ein Geschlechtstiergelege, und zwar im Frühjahr zur Reife bringen und anschliessend nur ♀♀ entwickeln, ziehen in klimatisch wärmebegünstigten Gegenden, wie im Mittleren Maingebiet, die Wiesenameisen regelmässig im Frühjahr und im Spätsommer Geschlechtstiere, dazwischen und darnach ♂♂, auf. In mässig warmen Gegenden, z. B. bei Berlin-Eberswalde, hat auch die Wiesenameise nur ein einziges Geschlechtstiergelege im Jahr und zwar etwas später als die Waldameisen. Ich muss auf diese Besonderheiten hinweisen, weil sie für die Ergebnisse der KD mit von Bedeutung sind und die

Kleine Rote Waldameise und die Wiesenameise zwei verschiedenen Typen der KD angehören.

Königinnen der Kleinen Roten Waldameise, die aus einem während der Winterruhe ausgegrabenen Nest stammend im Laboratorium bei einer Temperatur von 27° C gehalten wurden, legen zunächst eine grosse Zahl von Eiern ab. Hierauf lässt die Legetätigkeit nach, bis sie einige Tage ganz eingestellt wird, um anschliessend mit einer geringeren, aber nunmehr lange Zeit regelmässig anhaltenden Eiproduktion fortgesetzt zu werden. Zahlreiche Aufzuchtversuche mit arteigenen ♀♀ haben ergeben, dass nur aus den zuerst abgelegten Eiern, die wir als Winter-Eier (w-E) bezeichnen, sich Geschlechtstiere entwickeln, während aus den später abgelegten Sommer-Eiern (s-E) bei der Kleinen Roten Waldameise nur ♀♀ hervorgehen.

In Übereinstimmung mit diesen biologischen Ergebnissen früherer Freilandbeobachtungen und nunmehr durchgeführter Laboratoriumszuchten ergab sich bei der Kleinen Roten Waldameise nach Untersuchungen von Bier ein Saisondimorphismus der Oocyten. Während der Oogenese zeigen die Nährzellen und vor allem deren Kerne jahreszeitlich ausgeprägte Unterschiede. Der grösste Kerndurchmesser, gewonnen aus jeweils 30—50 Einzelmessungen an 26 Eierstöcken, wird vor und während der Ausbildung der Winter-Eier erreicht. Nun wird weiterhin das zu bestimmten Zeiten vergrösserte Nährzellkernvolumen in dem gleichen Masse wie die Kerngrösse zunimmt, begleitet von weiteren Anzeichen erhöhter Ribonukleinsäure- und Eiweissynthese, nämlich von einer Vergrösserung der Nucleolen und Ausbildung einer stark basophilen Kernmembran. In der Oocyte selbst wirkt sich der Saisondimorphismus des Nährfaches so aus, dass bei grossen Nährzellkernen im hinteren Pol der Eizelle grosse, ribonucleinsäurehaltige, dotterfreie Plasmaregionen entstehen, während in den von kleinen Nährzellkernen versorgten Oocyten an der gleichen Stelle nur ein schmaler basophiler Saum gebildet wird, der oft mit dem Keimhautblastem ganz verschmolzen ist.

Zur Zeit der Winterruhe befindet sich keine Brut in den Nestern der Waldameisen und der Wiesenameise.

Nach dem Erwachen aus der Winterruhe erlangen die Oocyten mit den grossen Polplasmen ihre endgültige Grösse und werden nach der Sonnungsperiode, in der sich die ♀♀ und ♀♂ auf der Nest-

oberfläche den wärmenden Sonnenstrahlen aussetzen, abgelegt. Nach der Sonnungsperiode wird ein eigener Wärmehaushalt in den Nestkuppeln aufrecht erhalten und dieser Zeitpunkt wird in der Jahreskurve der Nährzellkerngrösse durch den steilen Abfall der Kernvolumina angezeigt. Nunmehr beginnt die Ablage der Sommer-eier, aus denen ♂♂ entstehen.

Es erscheint zunächst merkwürdig, dass bei den Waldameisen die Aufzucht der Geschlechtstiere gerade im zeitigen Frühjahr vor sich geht, wenn die Nahrungsquellen der Umgebung noch sehr dürftig sind. Aber bereits im Herbst des Vorjahres, wenn die Entwicklung der Brut längst abgeschlossen ist, sammeln die Waldameisen weiterhin eifrig erbeutete Insekten und Rinden-lausexkremente. Gräbt man im Winter Nester aus, so zeigt sich, dass das Gaster vieler ♂♂ prall gefüllt ist mit Fetterkörpern, und diese liefern vermutlich auf dem Weg über Speicheldrüsensekrete die hochwertige Nahrung zur schnellen Aufzucht der Geschlechtstiere in der nahrungsarmen Frühjahrszeit. Zur Klarstellung dieses trophischen Zyklus der ♂♂ laufen seit einigen Jahren histologische Untersuchungen an Fettkörpern und Futter-saftdrüsen.

Die Ablage der Winter-eier kann durch fortgesetzte Kälteeinwirkung auf rechtzeitig ausgegrabene Königinnen bis in den Sommer hinein verzögert werden. Hierbei bleibt bei der Kleinen Roten Waldameise die winterliche Kerngrösse der Nährzellen erhalten. Solche Königinnen schreiten, sobald man sie in höhere Temperatur von etwa 27° C bringt, innerhalb weniger Tage zur Eiablage, auch wenn sie nur von vereinzelter ♂♂ im Formikarium gepflegt werden. Dagegen findet die später einsetzende Produktion der Sommer-eier nur dann statt, wenn die Königinnen durch eine grössere Zahl von Pflegerinnen versorgt werden.

Nun ist es aber auch im Winter möglich, den Sommer-Eityp zu gewinnen, wenn man lang vor dem Zeitpunkt der natürlichen Sonnung und ersten Eiablage bereits etwa im Dezember ausgegrabene ♀♀ der Einwirkung hoher Temperatur aussetzt. So beginnt bald die Produktion der Winter-Eier und nach Unterbrechung anschliessend die Ablage der Sommer-Eier noch im Januar-Februar. Es ist also möglich, für Experimente vom Dezember an, wenn die Nährzellen ihre maximale Grösse bereits erreicht haben, bis in den Hochsommer einerseits Winter-Eier und anderer-

seits nach Ablage der Wintereier bereits im Winter Sommer-Eier zur Verfügung zu haben.

Die beginnende Vergrößerung der Nährzellkerne ist keine reine Funktion der Winterkälte, sondern mehr durch die Speicherung von Nahrungsreserven im Herbst bedingt, wie die Grösse der Nährzellkerne bei ♀♀ erkennen lässt, die nach der Ablage ihrer Wintereier in 2 Monate dauerndem Aufenthalt bei 4° C keine steigende Tendenz der Nährzellkern-Volumina erkennen lassen.

2. Nahrungskonkurrenz der Königinnen als Hindernis der Entwicklung von Geschlechtstier-Brut bei der Kleinen Roten Waldameise.

Die Aufzucht von Geschlechtstieren aus Winter-Eiern gelang zunächst im Formikarium niemals in Anwesenheit von Königinnen der eigenen Art, sondern nur bei weisellosen ♀-Gruppen der Kleinen Roten Waldameise und bei ♂♂ der Wiesenameise. In solchen weisellosen ♀-Gruppen wiederum ist die Aufzucht der Winter-Eier zu Vollweibchen an eine Mindestzahl von Pflegerinnen gebunden.

Kolonie-Gruppen von 500 bis 1200 ♂♂ werden im einfachen Formikarium durch die Anwesenheit von 5—12 ♀♀ so beeinflusst, dass auch aus Winter-Eiern, die an sich die Potenz hätten, sich zu Geschlechtstieren zu entwickeln, nur ♂♂ aufgezogen werden und dazu manchmal auffallend viele Pseudogynen. Dagegen entwickeln sich die gleichen Winterei-Gelegen entnommenen Eier in entsprechend grossen weisellosen ♀-Gruppen sowohl der Kleinen Roten Waldameise wie der Wiesenameise ausnahmslos zu ♀♀. Sind jedoch die ♀-Gruppen zu klein, dann können sie auch in Abwesenheit der Königin keine Vollweibchen aus Winter-Eiern aufziehen. Die kleinste Wiesenameisen-♀-Gruppe, bei der sich noch Waldameisen-♀♀ entwickelten, umfasste 50 ♂♂; mit der höheren Zahl steigt die Befähigung zur ♀-Aufzucht. Gruppen mit nur 20 Wiesenameisen-♂♂ ziehen aus den Winter-Eiern ♂♂ und gelegentlich Pseudogynen auf; letztere unterscheiden sich nicht durch Grösse, sondern durch besondere Thoraxform von den ♂♂. Pseudogynen treten bekanntlich bei der Blutroten Raubameise (*Raptiformica sanguinea*) infolge Befalls ihrer Kolonie mit dem Büschelkäfer (*Lomechusa strumosa*) und bei der Wald- und Wiesenameise bei Anwesenheit von *Atemeles* auf. Im Laboratorium waren aber diese Symphilen-Käfer, die von den Ameisen wegen ihrer Exsudatororgane

freundschaftlich gepflegt werden, nicht zugegen. WASMANN nahm an, dass die Pseudogynen ein Umzüchtungsprodukt der ♀♀ aus ursprünglichen ♀-Larven darstellen. Durch Ausfall von ♂-Brut, die von den Käferlarven verzehrt wird, sollen die ♀♀ zu dieser Umzüchtung veranlasst worden sein. Mit mehr Wahrscheinlichkeit sind die Pseudogynen bei Anwesenheit der Käfer eine Folge der Nahrungskonkurrenz der Käfer-Larven, die nicht nur Ameisenbrut verzehren, sondern auch zusätzlich von den Arbeiterinnen gefüttert werden. In unseren Versuchen aber ist die Entstehung von Pseudogynen im einen Fall durch den Mangel an Pflegerinnen und im anderen Fall durch die Anwesenheit von Königinnen im Formikarium, also durch die Nahrungskonkurrenz der letzteren, bedingt.

Da rein quantitativ betrachtet auch noch 20 *pratensis*-♀♀ wenigstens ein ♀ aufziehen müssten, nachdem 50 *pratensis*-♀♀ immerhin unter sonst gleichen Bedingungen noch mindestens 3 ♀♀ zur Reife bringen, ist an einen Gruppeneffekt zu denken, der als Auslöser wirken könnte für die Bildung eines kastendeterminierenden Wirkstoffes, wie er für Bienen nachgewiesen ist.

Die Determination der weiblichen Kasten wird im frühen Larvenstadium vollzogen. Aus 6 Zuchten mit je 20 ♀♀ wurden die aus Winter-Eiern hervorgegangenen Larven 48—72 Stunden nach dem Schlüpfen entnommen und 300 ♀♀ starken Gruppen, die nach ihrer Stärke ♀♀ aufziehen könnten, zugesetzt. Es entwickelten sich aber ♂♂. Desgleichen stützt ein Gegenversuch die Vermutung, dass innerhalb 3 Tagen die Weibchen-Kaste endgültig determiniert ist. Aus vier grossen ♂-Gruppen, die selbst später aus Winter-Eiern nur ♀♀ aufzogen, wurden bereits 3 Tage alte Larven entnommen und 6 Gruppen von je 20 ♀♀ zur Aufzucht übergeben. Trotz anfänglicher Pflege gelang die Weiterzucht nicht, woraus vielleicht geschlossen werden kann, dass die 3 Tage alten Larven bereits zu ♀♀ determiniert waren, sich ihre Entwicklung aber in den zu kleinen ♂-Gruppen nicht vollenden konnte.

Die Tatsache, dass im Laboratorium die Aufzucht von Vollweibchen bisher nur in weisellosen ♂-Gruppen gelang, während im Freien doch bei der Kleinen Roten Waldameise schätzungsweise 1 Königin auf ca. 1000 ♀♀ kommt und hier gleichwohl im Frühjahr auch Geschlechtstiere entwickeln, gab Veranlassung zu weiteren Experimenten mit verschieden stark erwärmten Nestkammern. Im Freien ziehen sich die Königinnen nämlich nach der Sonnung

in tiefe kühle Nestkammern zurück. Die Larven werden weiter oben in wärmeren Nestschichten aufgezogen. Auf solche Weise kommt eine physiologische Trennung der Königinnen und ihrer Pflegerinnen einerseits und der Brut sowie deren Ammen andererseits zustande.

In einem 1954 (vgl. S. 310) beschriebenen Formikar-Typ wurde das Ziel einer physiologischen Trennung der Königinnen von der Brut und deren Pflegerinnen erreicht. Ein Zurückwandern der Königinnen wurde mechanisch durch den Einbau von Schiebern verhindert, die bei Versuchsbeginn den ganzen Durchgang offen liessen und nach Abwanderung der ♀♀ so gestellt wurden, dass zwar die ♂♂ mehr oder weniger ungestört durchlaufen konnten, die grösseren ♀♀ jedoch zurückbleiben mussten. Ferner wurde den Ameisen durch den Einbau eines wärmeisolierten Nestteiles der Anreiz gegeben, einen eigenen Wärmehaushalt wie im Freien in der Nestkuppel aufzubauen, indem zwischen der erwärmten Kammer und der mittleren Kammer ein Dewargefäss hinter einer Abschirmung zur Verfügung stand. Die Laboratoriums-Temperatur betrug am Morgen $19^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$, nach längerer Einwirkung eines Infrarotstrahlers stieg die Temperatur in dem gegen die Strahlen abgeschirmten Dewargefäss schliesslich auf $27,5^{\circ} \text{C}$, während die Raumtemperatur sich nur um $0,5^{\circ} \text{C}$ erhöhte. Bei der gleichen Versuchsanordnung ohne Ameisen zeigte das Dewargefäss keine Temperaturerhöhung gegenüber der Raumtemperatur. Somit kann die Temperatursteigerung nur auf die Tätigkeit der Ameisen zurückgeführt werden.

Mit der Einwirkung der Wärmestrahlen setzte starkes Hin- und Herlaufen der ♂♂ vom Dewargefäss nach der bestrahlten Kammer ein, das erst nach dem Ausschalten der Infrarotlampe nachliess. Auf dem Rückweg trugen viele ♂♂ zusammengerollte Gefährtinnen, die wohl aufgewärmt waren und im Dewar-Gefäss, vielleicht in Verbindung mit dem hier vor sich gehenden erhöhten Stoffwechsel, gewissermassen wie Wärmflaschen, einen eigenen Wärmehaushalt aufbauen halfen. Ohne auf Einzelheiten der Protokolle einzugehen, sei erwähnt, dass nach der physiologischen Trennung der Königinnen in der kühlen Kammer, in grosser Zahl ausschliesslich Geschlechtstiere aufgezogen wurden. Es wurde zusammenfassend bei dieser Versuchsanordnung folgendes festgestellt: eine räumliche Trennung von Königinnen und Brut, Verbleiben der Brut bei den

aktiven ♀♀ im warmen Nestteil, Verlangsamung des Stoffwechsels der Königinnen in der niedrigen Temperatur, z. B. ersichtlich aus einer Verminderung des Nahrungsbedarfes pro Zeiteinheit und verminderte Versorgung durch die ♂♂. Die Verbindung zwischen dem warmen Brutnest und dem kalten Königinnen-Nest wird nur durch eine geringe Zahl von ♂♂ aufrecht erhalten.

Durch Farbmarkierung von ♂♂ konnte festgestellt werden, dass sich der Wechsel der ♂♂ vom warmen zum kalten Nestbereich nur langsam vollzieht und nicht mit dem ständigen Hin- und Herlaufen der bereits durch Wärme aktivierten ♂♂ zwischen der bestrahlten Kammer und dem Dewargefäß zu vergleichen ist. So darf auch angenommen werden, dass die in den ♂♂ in Form von Fettkörpern überwinterten Nahrungsreserven nicht plötzlich nach dem Erwachen aus der Winterruhe auf einmal im ganzen Volk aktiviert werden, sondern allmählich, so dass sie für die Dauer der Aufzucht von Geschlechtstieren ausreichen. Auch im Freien nehmen nicht auf einmal sämtliche ♂♂ an der Sonnung teil, sondern man kann in tieferen Nestkammern noch einige Zeit inaktive ♂♂ mit dem Vollbesitz der Fettkörperreserven feststellen. Auf solche Weise wird Zeit gewonnen zum Anschluss an die wieder insektenreichere Vegetationsperiode. Gegen Ende der Aufzuchtzeit der Geschlechtstiere ist ein Nachlassen der Ernährungspotenz der ♂♂ zur Aufzucht von Geschlechtstieren sowohl im Formikarium wie im Freien deutlich zu erkennen, indem dann die ♂♂ wie die ♂♂ gegenüber den zuvor wohl besser versorgten Tieren einwandfrei an Grösse zurückbleiben.

3. Nachweis eines Jahreszyklus starker trophischer Potenzen bei Arbeiterinnen der Wiesenameise gegenüber geringer trophischer Potenz bei der Kleinen Roten Waldameise.

Die bisherigen Darlegungen über die blastogene Differenzierung der Entwicklungspotenzen im Eistadium beziehen sich auf die Kleine Rote Waldameise. Bei der nahestehenden Wiesenameise könnte die bereits erwähnte zweimal im Jahr wiederholte Aufzucht von Geschlechtstieren entweder durch das zweimalige Auftreten hierzu bestimmter Eitypen oder durch wiederholtes Vorkommen einer geschlechtstierbestimmenden physiologischen Disposition der Arbeiterinnen bedingt sein.

Untersuchungen der Oogenese bei der Wiesenameise haben ergeben, das zwar ein jahreszeitlicher Dimorphismus der Nährzellkerne vorhanden ist, aber dieser weist bei weitem nicht die deutliche Ausprägung auf wie bei der Kleinen Roten Waldameise. Bei den ersteren beträgt der Unterschied nur zwischen 39,6 und 34,5 μ , bei den letzteren aber zwischen 38,5 und 29,0 μ . In Übereinstimmung mit diesen cytologischen Befunden erhellt die schwächere Differenzierungs-Potenz der Eier bzw. der ♀♀ einerseits und die umso stärkere Differenzierungs-Potenz der ♂♂ andererseits aus der Tatsache, dass hier bei der Wiesenameise aus Winter-Eiern in einer Kolonien-Gruppe, bestehend aus 1 Wiesenameisen-Königin und 600 ♂♂ der gleichen Art nicht nur, wie es bei der Kleinen Roten Waldameise der Fall sein würde, ausschliesslich ♂♂, sondern mit diesen gleichzeitig auch ♂♂ und ♀♀ zur Reife gebracht wurden. Somit kommt bei der Wiesenameise der physiologischen Weisellosigkeit nicht die grosse Bedeutung zu wie bei der Kleinen Roten Waldameise. Das war auch nicht anders zu erwarten, weil die Nester der Wiesenameise aus biologischen und ökologischen Gründen nicht im entferntesten einen so konstanten Wärmehaushalt in der Nestkuppel und Temperaturgradienten gegen die Tiefe aufweisen wie die Nester der Kleinen Roten Waldameise.

Da nun die Wiesenameisen-♂♂ leicht Eier der Kleinen Roten Waldameise adoptieren, ergibt sich durch Darbietung einheitlichen Eimaterials, und zwar der Winter-Eier, die Möglichkeit, etwaige blastogene Faktoren bei der Kastendetermination seitens der Wiesenameise auszuschalten und festzustellen, inwieweit die zweimalige Aufzucht von Geschlechtstieren bei der Wiesenameise tatsächlich von trophischen Potenzen ihrer ♀♀ abhängig ist.

Arbeiterinnen mit trophischer Tendenz zur Aufzucht von Vollweibchen werden als Gynen-Arbeiterinnen (G-♀), solche mit Tendenz zur Aufzucht von Arbeiterinnen als Ergaten-Arbeiterinnen (E-♀) bezeichnet.

Tausend weisellosen Wiesenameisen-♂♂ wurden jeweils eine grössere Anzahl von bipotenten Winter-Eiern der Kleinen Roten Waldameise zur Aufzucht übergeben. Wie im Freien hatten die aus der Winterruhe entnommenen Wiesenameisen zu diesem Zeitpunkt die trophische Tendenz zur Aufzucht von Vollweibchen. Anders verlief ein Versuch mit Wiesenameisen-♂♂ aus Nestern, die bereits gegen Ende April geflügelte Geschlechtstiere und

Geschlechtstierpuppen, zum Teil sogar schon einige Arbeiterinnen-Puppen aufwiesen. Die Periode der Fütterung des ersten Geschlechtstiergeleges war zu dieser Zeit bereits abgeschlossen. Die Ergaten-♀♀ mit der trophischen Tendenz zur Aufzucht von Arbeiterinnen zogen aus den bipotenten Eiern der Kleinen Roten Waldameise ausschliesslich ♀♀ auf. In einer dritten Versuchsserie wurden Wiesenameisen-♀♀ aus einem Nest verwendet, in dem neben Arbeiterinnen-Puppen bereits wieder Larven bis zur Geschlechtstiergrösse vorhanden waren, weshalb anzunehmen ist, dass hier schon die Aufzucht des zweiten Geschlechtstiergeleges eingesetzt hatte. Diese Gynen-Ammen brachten nun zufolge ihrer trophischen Tendenz keine ♀♀, sondern nur Geschlechtstiere der Kleinen Roten Waldameise zur Reife.

Die trophischen Tendenzen der Wiesenameisen-♀♀ ändern sich also entsprechend der zweimaligen Aufzucht von Geschlechtstieren in warmen Gegenden zweimal im Laufe des Jahres. Dabei sind die trophischen Potenzen der Gynen-♀♀ hier bei der Wiesenameise stärker als bei der Kleinen Roten Waldameise, da bei den Wiesenameisen auch in Anwesenheit der Königin noch Geschlechtstiere entstehen, während bei der Kleinen Roten Waldameise in unmittelbarer Anwesenheit der Königin die trophische Potenz der Arbeiterinnen nicht zur Aufzucht von Geschlechtstieren ausreicht.

Die Arbeiterinnen der Kleinen Roten Waldameise haben wegen der einmaligen Aufzucht von Geschlechtstieren auch nur einmal im Frühjahr die trophische Fähigkeit aus den bipotenten Winter-Eiern Geschlechtstiere heranzuziehen.

III. DETERMINATION VON ♂♂ UND ♀♀.

In den Nestern der Waldameisen entwickeln sich im Frühjahr zur gleichen Zeit in der Regel nur ♂♂ oder nur ♀♀; dabei findet unter den polygynen benachbarten Nestern der Kleinen Roten Waldameise sogar ein Austausch von Königinnen statt und die ♂-Nester ziehen anschliessend ♀♀, also auch weibliche Wesen auf. Daher ist anzunehmen, dass nicht innere Faktoren, sondern Aussenfaktoren entscheiden, ob die ♀♀ unbefruchtete Eier in den ♂-Nestern oder befruchtete Eier in den ♀-Nestern ablegen. Jahre-lange ökologische Beobachtungen haben ergeben, dass die ♂♂ in schwachen und in starken, aber besonders schattig gelegenen

Nestern zur Aufzucht gelangen, die ♀♀ dagegen zumeist in individuenreichen sowie in gut besonnten.

Um im einzelnen den Einfluss verschiedener Nest-Temperatur zu untersuchen, liessen wir in einem Brückenthermostaten ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise, die noch während der Winterruhe ausgegraben worden waren, also zu Geschlechtstieren praedisponierte Winter-Eier ablegen konnten, bei verschiedenen Temperaturstufen zwischen 11 und 28,5° C zur Eiablage schreiten.

Die abgelegten Eier wurden nach Temperaturherkunft getrennt weisellosen Gruppen von je 100 Wiesenameisen-♀♀ bei 27° C zur Aufzucht übergeben. Aus den niedrigeren Temperaturstufen bis zu 19,5° C entwickelten sich ♂♂, aus den ab 23,5° C fast ausschliesslich nur ♀♀.

Von rel. wenigen Ausnahmen abgesehen, entwickeln sich auch bei den Ameisen nach der von DZIERZON für Honigbienen aufgestellten Theorie die ♂♂ aus unbefruchteten Eiern. Wir möchten mit allem Vorbehalt das bisherige Ergebnis, das mit umfangreichen Versuchsserien gesichert werden soll, zunächst so deuten, dass nach der Winterruhe die Ovulation bei einer geringeren effektiven Wärmesumme anläuft als die Tätigkeit der Spermapumpe und dass zu deren Tätigkeit eine höhere Temperatur benötigt wird als nur zur Eiablage.

IV. ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSS.

Unter der Einwirkung jahreszeitlich bedingter spezifischer Ernährung der Oocyten in den Ovariolen bringen die Königinnen der Kleinen Roten Waldameise zwei Ei-Typen zur Reife, die spezifische Plasma-Strukturen aufweisen. Die von der Königin nach ihrem Erwachen aus der Winterruhe abgelegten Eier besitzen ein deutliches Polplasma; das sind die bipotenten Winter-Eier, die sich sowohl zu Vollweibchen wie zu ♀♀ entwickeln können, während die Sommer-Eier, welche kein sehr deutliches Polplasma aufweisen, im Volk der Kleinen Roten Waldameise nur zu ♀♀ herangezogen werden. Die Eier sind nur praedisponiert, die Determination der weiblichen Kasten findet erst durch spezifische Ernährung im frühen Larvenstadium statt. Ein enger Konnex mit der Königin verhindert die Entwicklung bipotenter Junglarven zu Vollweibchen. Die daher notwendige physiologische Trennung der

Königin von der Brut und deren Pflegerinnen findet statt, indem die Königinnen bald nach der Sonnung und Ablage der Winter-Eier sich in kühle, tief gelegene Nestkammern zurückziehen, während die ♀♀ oben in der Nestkuppel einen eigenen hohen Wärmehaushalt zur Aufzucht der Brut unterhalten. Zur Fütterung der Geschlechtstier-Larven im zeitigen Frühjahr dienen vermutlich überwiegend hochwertige Nährstoffe aus Futtersaftdrüsen, die selbst aus den in den ♀♀ in Form von Fettkörpern angereicherten Nahrungsreserven versorgt werden.

Bei der Wiesenameise weist der jahreszeitliche Dimorphismus der Nährzellkerne und des Polplasmas bei weitem nicht die starke Ausprägung auf wie bei der Kleinen Roten Waldameise. Zum Ausgleich für diese weniger oder kaum ausgeprägte blastogene Differenzierung der Eier sind bei der Wiesenameise die trophischen Potenzen der ♀♀ umso stärker entwickelt. Das zeigt sich zunächst durch die Fähigkeit der ♀♀, sogar in Anwesenheit ihrer Königin Vollweibchen heranzuziehen, was den ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise nie gelingt. Im einzelnen können sich die trophischen Tendenzen der Wiesenameisen-♀♀ entsprechend einer zweimaligen Aufzucht von Geschlechtstieren zweimal ändern. Die erwähnten Gynen-♀♀ der Wiesenameisen erziehen aus bipotenten Winter-Eiern der Kleinen Roten Waldameise entsprechend ihrem eigenen natürlichen Zucht-Rhythmus im Frühjahr und Spätsommer Vollweibchen, dazwischen bringen Ergaten-♀♀ auch aus bipotenten Winter-Eiern der Kleinen Roten Waldameise nur ♀♀ zur Reife. Nun ist noch als bemerkenswert nachzuholen, dass die überlegene trophische Potenz der Wiesenameisen, die in der Gynen-Phase befindlichen Ammen in die Lage setzt, sogar aus Sommer-Eiern der Kleinen Roten Waldameise Vollweibchen, dazu Zwischenformen, wie sie m. W. in Freien noch nicht gefunden worden sind, heranzuziehen.

Die ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise haben entsprechend der einmaligen Aufzucht von Geschlechtstieren auch nur einmal im Jahr die trophische Fähigkeit, aus bipotenten Winter-Eiern Vollweibchen heranzuziehen. Die Zucht von ♀♀ aus ihren Sommer-Eiern, wie sie seitens der Wiesenameisen festgestellt wurde, erscheint hier im Rahmen der gleichen Art völlig ausgeschlossen.

Die Tatsache, dass bei der Kleinen Roten Waldameise die Anwesenheit der Königin auch bei dem Vorhandensein von Winter-Eiern und Gynen-♀♀ die Entstehung von Vollweibchen unterdrückt,

ferner der Umstand, dass bei Versuchen mit der Wiesenameise die Aufzucht von Vollweibchen in Anwesenheit der Königin zwar möglich ist, aber die Befähigung hierzu verhältnismässig bald erlischt, nach Entfernung der Königin jedoch sofort wieder einsetzt, spricht dafür, dass die Königin mit dem gleichen, vermutlich sehr eiweissreichen Futter versorgt wird, das den Larven, wenn es ihnen in hinreichenden Mengen verabreicht wird, die Entwicklung zum Geschlechtstier ermöglicht.

Die Konkurrenz nicht nur zwischen der Königin und den Larven, sondern auch gegenüber den ♂♂ um den von den ♀♀ produzierten Futtersaft, offenbart sich bei Arten mit fortpflanzungsfähigem ♂-Stand darin, dass die ♀♀ nach Entnahme der Königin in steigendem Masse fertil werden, während sie sich in Anwesenheit ihrer Königin der Eiablage enthalten. In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, dass in jungen Kolonien erst nach einer Mindestzahl von aufgezogenen ♀♀ genügend hochwertige Stoffe zur Aufzucht von jungen Geschlechtstieren produziert werden können, z. B. bei der Schwarzgrauen Wegameise (*Lasius niger* L.) 3 Jahre nach der Koloniegründung, sobald das Volk auf etwa 10 000 ♀♀ angewachsen ist, wie sich in Laboratoriumszuchten feststellen liess.

So zeigt sich also, dass auch im Ameisenstaat trotz organischer Differenzierung eine Konkurrenz der weiblichen Kasten nicht ganz entfällt, doch ist sie in sinnvolle Bahnen gelenkt und zum geregelten Ablauf des Staatenlebens sowie für die Entwicklung der Kolonien sogar förderlich.

♂♂ werden bei den Waldameisen überwiegend in Nestern mit weniger hohem Wärmehaushalt, ♀♀ dagegen in besonders individuenreichen oder gut besonnten Nestern aufgezogen. Während die Ablage unbefruchteter Eier auch in niedriger Temperatur möglich ist, scheint die Muskulatur der Samenpumpe erst bei über 20° C aktiviert zu werden. Also ist nur in höherer Temperatur die Ablage von befruchteten Eiern, die sich nach der Dzierzon'schen Theorie zu Weibchen entwickeln, möglich. So stimmen auch hier Laboratoriums- und Freilandbefunde überein.

Damit ist in groben Zügen soweit bisher geklärt, die Art der Kastendetermination bei den Waldameisen dargelegt.

Die einschlägige Literatur findet sich in der Arbeit von Karl GÖSSWALD und Karlheinz BIER: Untersuchungen zur Kastendeter-

mination in der Gattung *Formica*. 4. Physiologische Weisellosigkeit als Voraussetzung der Aufzucht von Geschlechtstieren im polygynen Volk in *Insectes sociaux*, I, Nr. 4, 1954, Seiten 305-318.

	Pages
Nº 19. C. BARIGOZZI und A. DI PASQUALE, Lokalisierte polygenische Systeme, die die Manifestierung von Pseudomelanomen bei <i>D. melanogaster</i> bestimmen. (Mit 4 Textabbildungen.)	300
Nº 20. Georg BENZ, Zur Funktion einiger Sinnesorgane bei Larven von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	305
Nº 21. Dieter BURCKHARDT, Ueber Unterschiede in der Dunenzahl von Meisen- nestlingen aus England und aus der Schweiz. (Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen.)	314
Nº 22. W. NEF, Beobachtungen über den Bezug des Schlafplatzes beim Star (<i>Sturnus vulgaris</i> L.). (Mit 3 Textabbildungen.)	319
Nº 23. W. GEIGER, Elektronenoptische Untersuchungen am Salmonidensperma. (Mit 4 Textabbildungen.)	325
Nº 24. O. PUCHTA und J. SEILER, Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von <i>Solenobia triquetrella</i> . (<i>Lepid. Psychidae</i>). . .	334
Nº 25. P. S. CHEN und E. HADORN, Zur Stoffwechselphysiologie der Mutante <i>letal-meander (lme)</i> von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 6 Textabbil- dungen.)	338
Nº 26. J. KÄLIN, Zur Stammesgeschichte der <i>Crocodylia</i> . (Mit 6 Textabbildungen.)	347
Nº 27. R. MATTHEY, Deux contributions de la cytologie à la systématique des Microtinés	357
Nº 28. H. MORGENTHAUER, Beobachtungen über die Eiablage von <i>Triton alpestris</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	357
Nº 29. U. RAHM, Beobachtungen an den Schuppentieren <i>Manis tricuspis</i> und <i>Manis longicaudata</i> der Elfenbeinküste. (Mit 2 Textabbildungen.) . .	361
Nº 30. P. D. NIEUWKOOP, Die neurale Induktion bei Amphibien. Autonomie und Abhängigkeit als Leitprinzipien.	367
Nº 31. Karl GÖSSWALD, Zur Kastenbestimmung bei Ameisen.	372

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCEPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK
appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

590.5414

Tome 62

Fascicule 3 (N° 32-35) Septembre 1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

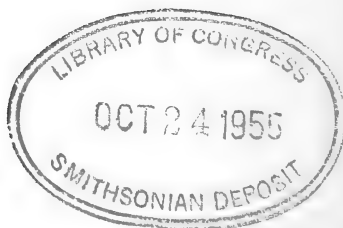
GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 62. En cours de publication.

	Pages
PIERRE REVILLIOD, directeur honoraire du Muséum d'histoire naturelle de Genève et de la <i>Revue Suisse de Zoologie</i> , 1883-1954	1
N° 1. P. BLÜTHGEN, A. P. Fedtschenko's turkestanische Vespiden-Ausbeute (<i>Hym.</i> , <i>Vespoidea</i> , <i>Eumenidae</i>). (Mit 8 Textabbildungen.)	7
N° 2. Esther SAGER, Morphologische Analyse der Musterbildung beim Pfauenrad. (Mit 6 Tabellen und 66 Textabbildungen.)	25
N° 3. Arthur LOVERIDGE, On <i>Amphibia Salientia</i> from the Ivory Coast collected by Dr. V. Aellen. (With 2 figures in the text.)	129
N° 4. Ekkehard VON TÖRNE, Neue Collembolen aus Oesterreich. (Mit 3 Textabbildungen.)	151
N° 5. Robert MATTHEY, Nouveaux documents sur les chromosomes des <i>Muridae</i> . Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les <i>Microtinae</i> . (Avec 114 figures dans le texte.)	163
N° 6. E. BRUNOLD, Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von <i>Solenobia triquetrella</i> während des Puppenstadiums. (Mit 4 Textabbildungen.)	208
N° 7. H. NÜESCH, Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von <i>Telea polyphemus</i> (Lep.). (Mit 4 Textabbildungen.)	211
N° 8. M. REIFF, Nachweis des fermentativen Abbaus der DDT-Wirksubstanz mit Fliegenextrakten im Papierchromatogramm. (Grundlagen zur Resistenzforschung, 2. Mitteilung.) (Mit 3 Textabbildungen.)	218
N° 9. Marguerite NARBEL-HOFSTETTER, La pseudogamie chez <i>Luffia lapidea</i> Goeze (Lépid. Psychide). (Avec 1 figure et 2 tabelles.)	224
N° 10. Walter FIEDLER, Ueber einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugetieren. (Mit 5 Textabbildungen.)	230
N° 11. E. INHELDER, Ueber das Spielen mit Gegenständen bei Huftieren. (Mit 6 Textabbildungen.)	240
N° 12. Franz SAUER und Eleonore SAUER, Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken. (Mit 6 Abbildungen.)	250
N° 13. R. WEBER und E. J. BOELL, Ueber die Cytochromoxydaseaktivität der Mitochondrien von frühen Entwicklungsstadien des Krallenfrosches (<i>Xenopus laevis</i> Daud.). (Mit 3 Textabbildungen.)	260
N° 14. Th. LENDER, Mise en évidence et propriétés de l'organisine de la régénération des yeux chez la Planaire <i>Polycelis nigra</i>	268
N° 15. Silvio RANZI et Paolo CITTERIO, Le comportement des différentes fractions protéiques au cours du développement embryonnaire de <i>Rana esculenta</i> . (Avec 2 figures dans le texte.)	275
N° 16. P. A. TSCHUMI, Versuche über die Wachstumsweise von Hinterbeinknospen von <i>Xenopus laevis</i> Daud. und die Bedeutung der Epidermis. (Mit 4 Textabbildungen.)	281
N° 17. Pierre TARDENT, Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von <i>Tubularia</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	289
N° 18. Peter BOPP, Kolonialterritorien bei Marmeltieren. (Mit 7 Textabbildungen.)	295

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60 —

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Quelques problèmes de régénération chez les Urodèles¹

par

Charles TABAN

(avec 60 figures dans le texte)

SOMMAIRE

<i>Introduction</i>	389
-------------------------------	-----

PREMIÈRE PARTIE: ÉTUDE DE L'ACTION DU NERF DANS LA RÉGÉNÉRATION, CHEZ LE TRITON.

Chapitre premier: <i>Histologie de bourgeons axiaux et sur déviation de nerf</i>	391
--	-----

Chapitre deuxième: <i>Les fibres nerveuses actives dans la régénération</i>	398
---	-----

Effets de la déviation d'artères dans le territoire patte chez <i>Triton cristatus</i>	399
--	-----

A) Les fibres sympathiques exercent-elles une action spécifique ?	399
---	-----

B) Déviation d'une artère dans le territoire de la patte . . .	401
--	-----

I. Rappel anatomique: 1) Innervation de la patte antérieure	401
---	-----

2) Vascularisation de la patte antérieure	402
---	-----

II. Matériel et Méthode.	404
----------------------------------	-----

III. Résultats	406
--------------------------	-----

¹ Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis. »

IV. Commentaires	415
V. Conclusions	418
Chapitre troisième: <i>Essais infructueux pour remplacer l'action du nerf par des substances chimiques</i>	419
Chapitre quatrième: <i>Déviation du nerf brachial sur larves de Tritons</i>	421
a) Introduction	421
b) Matériel et méthode	422
c) Résultats: A. Première série	422
B. Deuxième série	423
d) Commentaires et conclusions: Influence attractive exercée par les membres en place desinnervés sur leurs nerfs déviés	425
DEUXIÈME PARTIE: LA NOTION DE TERRITOIRE DE RÉGÉNÉRATION.	
Chapitre cinquième: <i>Obtention de pattes supplémentaires par la méthode de déviation du nerf chez les larves d'Amblystoma mexicanum</i>	429
a) Introduction	429
b) Matériel et Méthode	430
c) Résultats et Commentaires	431
Chapitre sixième: <i>Exploration des territoires de la patte antérieure et de la crête chez Triton alpestris</i>	436
1 ^o <i>Exploration du territoire de la patte antérieure</i>	436
a) Introduction	436
b) Matériel et Méthode	437
c) Résultats	437
d) Commentaires	451
2 ^o <i>Déviation du nerf brachial long inférieur dans le territoire crête</i>	452
a) Matériel et Méthode	452
b) Résultats	453
c) Commentaires	453
3 ^o <i>Déviation du nerf brachial supérieur dans le stylopode, sans amputation de la patte, chez Triton alpestris</i>	454
a) Introduction	454
b) Matériel et Méthode	454
c) Résultats	455
d) Commentaires	455
Chapitre septième: <i>Commentaires et Conclusions générales</i>	456
<i>Résumé</i>	460
<i>Auteurs cités</i>	461

INTRODUCTION

La présente recherche a été effectuée à la Station de zoologie expérimentale de l'Université de Genève, sous la direction du professeur Emile Guyénot. La plus grande partie en était déjà achevée en 1952, mais d'autres occupations m'ont empêché de la mener à chef plus rapidement.

Ce travail porte sur plusieurs problèmes différents:

1. M. le professeur Guyénot m'a proposé, tout d'abord, l'étude histologique de jeunes bourgeons de régénération, chez le Triton, à l'aide de colorations habituelles et argentiques. Il avait remarqué que, dans les premiers stades de la régénération, des filets nerveux aboutissaient à la limite de l'épithélium et semblaient déterminer, à l'intérieur de ce tissu, le déclenchement de mitoses, mais seules des colorations spécifiques du nerf permettraient d'affirmer ce fait. Ses vues ont été confirmées par l'expérience et j'ai trouvé que non seulement le nerf détermine le lieu de croissance du petit bourgeon épithélial, premier signe de régénération, mais encore que ses fibres pénètrent très précocement et en grand nombre à l'intérieur de l'épithélium. Ces résultats ont fait l'objet d'une note préliminaire (1949).

SINGER, avec une méthode similaire, a obtenu des résultats comparables; notons en passant que les expériences de cet auteur et les miennes ont été menées de façon complètement indépendante.

Pour compléter cette étude du mode d'action du nerf, mon maître me proposa d'essayer de remplacer la stimulation nerveuse par des actions chimiques. Poursuivies pendant longtemps, avec des méthodes variées, ces recherches n'ont donné encore aucun résultat positif. Je n'en ferai qu'une mention très brève. Comme presque toujours en biologie, un résultat négatif n'a pas la même valeur intrinsèque qu'un positif, je veux dire par là que, malgré mes essais restés négatifs, il n'est pas exclu que le système nerveux puisse déclencher les phénomènes de régénération par l'intermédiaire d'une ou plusieurs substances chimiques, qui sont peut-être celles-là même que j'ai expérimentées, mais agissant à des concentrations différentes, ou par un mode d'application plus électif.

2. Longtemps les auteurs ont estimé que toutes les fibres nerveuses n'avaient pas un pouvoir de stimulation uniforme dans la régénération. Jusqu'à ces dernières années, nous pensions, à la suite des expériences de SCHOTTÉ, que les fibres sympathiques seules importaient. SINGER, plus récemment, est venu, à la suite d'une série de recherches, à l'idée que n'importe quel élément nerveux était capable de déclencher la régénération, pourvu qu'il soit représenté par un nombre de fibres suffisant. GUYÉNOT avait d'ailleurs déjà émis cette hypothèse.

La question étant controversée, il m'a semblé utile de la reprendre au moyen d'une nouvelle méthode. Les descriptions anatomiques montrent que les fibres sympathiques suivent dans leur quasi-totalité la voie périartérielle. Si le sympathique était capable de déclencher, à lui seul, la régénération, la déviation dans la région du territoire de la patte antérieure de l'artère, avec son adventice, devrait déterminer la croissance de pattes. Ces opérations ont été suivies, dans un certain nombre de cas, d'examen histologiques.

3. Les territoires patte de la larve de Triton et celle d'Amblystome sont-ils capables de répondre à la stimulation nerveuse comme celui du Triton adulte ? J'ai entrepris d'élucider ce problème.

4. Le territoire de la patte antérieure de *Triton cristatus* a été exploré dans le détail par GUYÉNOT, DINICHERT et GALLAND, puis par KIORTSIS, grâce à la méthode de déviation du nerf, de la transplantation et du retournement de zones territoriales. Il était intéressant de voir si la subdivision du territoire patte antérieure en plusieurs zones aux capacités morphogénétiques différentes se retrouvait dans une autre espèce de Triton, en l'occurrence, *T. alpestris*.

5. En dernier lieu, j'ai eu l'occasion de faire quelques remarques sur l'influence attractive exercée sur les fibres nerveuses, par les pattes en place, privées de leur innervation, en particulier chez les larves de Triton.

Que mon maître, M. le professeur E. Guyénot, directeur de cette thèse, veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude et de ma grande admiration. Maître brillant, il dirige et aide ses élèves avec une compétence et une largeur de vue remarquables.

Je tiens à remercier tous ceux qui m'ont apporté leurs encouragements au cours de ce travail, en particulier mes camarades du laboratoire et de la Station de zoologie de Genève, et spécialement M^{lle} Pierrette Jeanneret pour son aide précieuse.

Je remercie aussi vivement le Kuratorium de la Donation Georges et Antoine Claraz, pour sa subvention.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE L'ACTION DU NERF DANS LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LE TRITON

CHAPITRE PREMIER

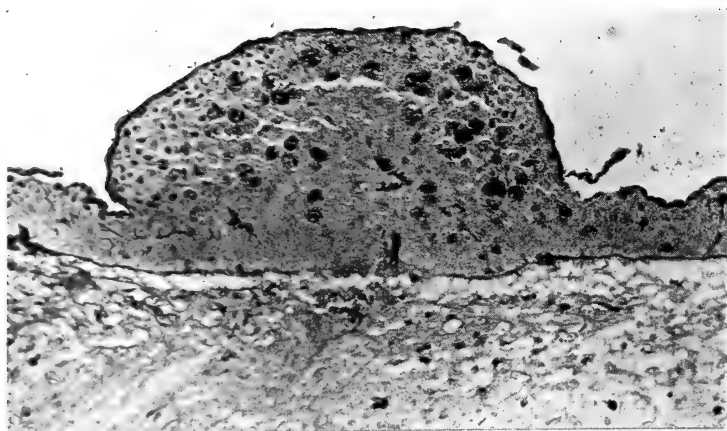
HISTOLOGIE DE JEUNES BOURGEONS AXIAUX ET SUR DÉVIATION DE NERF

Effectuées sur *Triton cristatus*, mes recherches ont porté sur 33 régénérats de pattes antérieures *in situ* et sur 31 bourgeons de pattes induites. Les pattes avaient été amputées proximale-ment dans le bras, après extirpation de l'humérus, ce qui a l'avantage de faciliter grandement la confection des coupes. Les déviations concernent le nerf brachial long inférieur que je fis aboutir dans la zone hétérotopique située entre l'insertion du membre et le territoire de la crête.

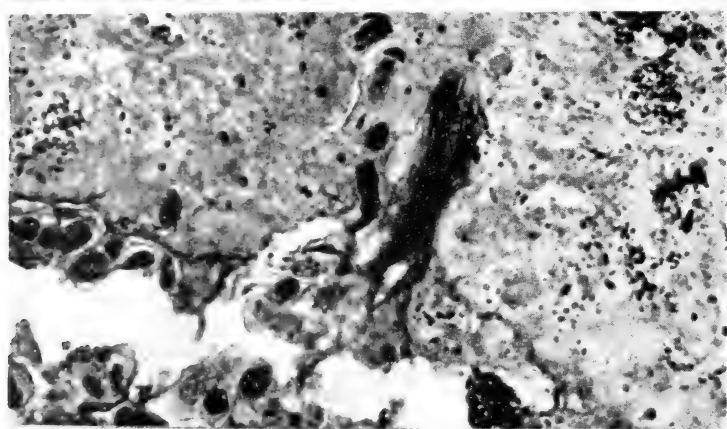
J'ai divisé, conformément aux descriptions de SCHOTTÉ (1925), les bourgeons de régénération en bourgeons initiaux, cônes et palettes.

Une partie des régénérats ont été traités par la méthode de l'imprégnation argentique de BIELCHOWSKI; le reste a été fixé au mélange de Bouin et coloré à l'hémalun-éosine.

La première manifestation, histologiquement visible, de la formation d'un régénérat est l'apparition d'une saillie à sommet mousse constituée uniquement de cellules épidermiques situées à l'extrémité du nerf. On peut compter, dans l'axe du bourgeon, jusqu'à une vingtaine de strates cellulaires. Contrairement à ce que nous verrons après déviation d'artères ou implantation d'un



1



2



3

caillot sanguin, cet épaissement épithélial n'est pas uniforme, mais bien délimité, comme cela se voit particulièrement sur les figures 1 et 3.

Ce massif épithélial est pénétré par des fibres nerveuses (fig. 1, 2, 4, 5, 6, 7) qui paraissent nues. Ces axones serpentent entre les cellules épithéliales et peuvent arriver jusque sous la couche la plus superficielle. On peut rencontrer quelques fibres nerveuses dans l'épithélium cicatriciel périphérique, mais elles s'accroissent parallèlement à la surface et non perpendiculairement, comme dans le bourgeon lui-même. Il est probable, sans que l'on puisse l'affirmer de façon absolue, que la présence de ces fibres nerveuses augmente la fréquence des mitoses; il est possible qu'elle exerce également une sorte de tropisme sur les cellules épithéliales en train de se déplacer pour recouvrir la plaie.

Le massif épithélial ne tarde pas à se creuser d'une cavité remplie de cellules épithéliales plus ou moins lysées et de polynucléaires (fig. 3). NAVILLE en 1925 a observé sur des larves âgées de *Rana temporaria* des cavités semblables, dont il a étudié la genèse. J'ai retrouvé des images similaires après déviation d'artère chez le Triton. La présence de telles cavités n'est donc pas caractéristique d'une régénération. (La proportion de polynucléaires m'a cependant paru être plus importante dans les épaissements épithéliaux consécutifs aux déviations artérielles.)

La cavité se vide ensuite dans le lophioderme et l'épithélium ainsi excavé est pénétré par des éléments sanguins et mésodermiques. Dans le jeune cône, les fibres nerveuses sont encore présentes en grand nombre dans l'épiderme et s'y accroissent en direction axiale. Ces fibres ne pénètrent pas à l'apex du cône où se différencie assez rapidement une membrane conjonctive limitante

FIG. 1—3.

FIG. 1. Jeune bourgeon (patte induite), formé d'un massif épidermique dans lequel pénètre un faisceau nerveux.

(Coloration de Bielchowski (gross. 85 \times)).

FIG. 2. Pénétration du faisceau de fibres nerveuses dans le bourgeon représenté fig. 1.

Coloration de Bielchowski (gross. 500 \times).

FIG. 3. Cavité intraépidermique: début de formation du pertuis.

Coloration de Bielchowski (gross. 100 \times).

qui oppose certainement un obstacle considérable à la pénétration intraépithéliale des axones. Il est possible que chez les espèces qui ne régénèrent pas, la formation précoce d'une telle membrane explique dans une certaine mesure le défaut de régénération. Je rappellerai à ce propos les expériences de GIDGE et ROSE (1944),

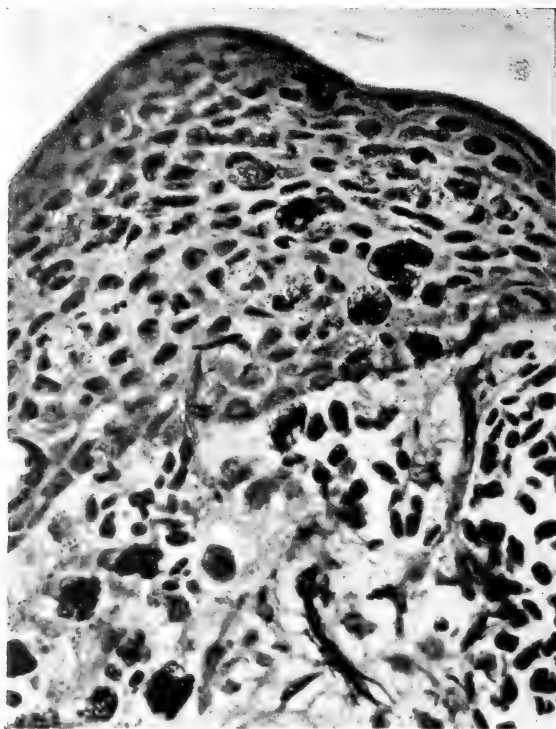


FIG. 4.

Bourgeon un peu plus avancé que celui représenté fig. 1. Régénérat *in situ*. Coloration de Bielchowski (gross. 300 \times).

qui ont obtenu de petits régénérats chez un anoure adulte (*Rana*) au moyen de greffes de peau larvaire ou en retardant la cicatrisation au moyen de solutions salées. Une autre constatation courante vient étayer cette idée: si un nerf est dévié dans la région qui donne habituellement des membres mais qu'au lieu de le faire affleurer à la surface, il soit simplement glissé sous un épithélium indemne, normal, aucune néoformation ne se produit jamais. Il faut, pour

qu'un bourgeon apparaisse, que le nerf agisse sur une plaie ou une cicatrice fraîche. D'autre part, GUYÉNOT a décrit depuis longtemps l'« étouffement » possible des bourgeons par une cicatrice fibreuse constrictive contre laquelle il a proposé de pratiquer des « dénu-

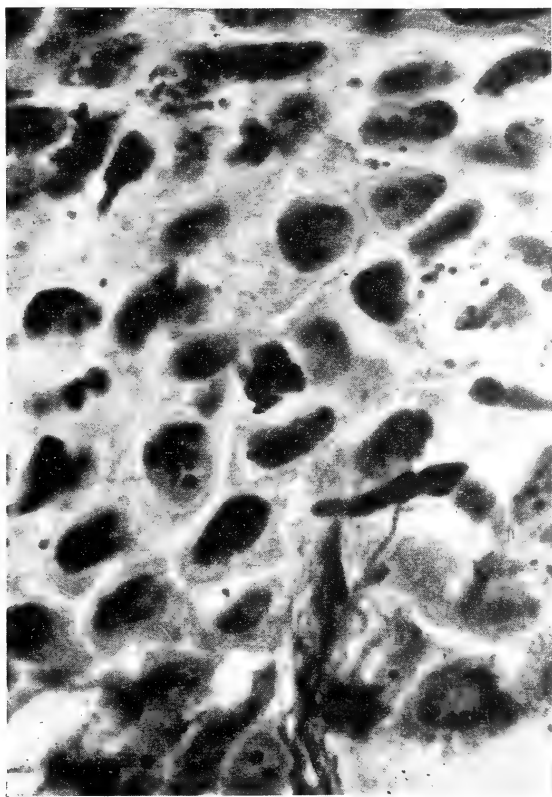


FIG. 5.

Faisceau de fibres nerveuses pénétrant dans l'épiderme du bourgeon représenté figure 4. (A la base droite du cliché on entrevoit la limite de la zone lophodermique plus claire.) On peut suivre le trajet de quelques fibres jusque dans les couches cellulaires superficielles.

Coloration de Bielchowski (gross. 500 \times).

dations » plus ou moins fréquentes. POLEZAJEW, en 1939, a constaté que la régénération chez les Tritons, Axolotls et têtards de Crapauds ne survient pas lorsqu'il recouvre la plaie d'un morceau de peau.

Enfin, citons à l'appui de cette thèse, les expériences plus récentes de THORNTON et celles de SCHOTTÉ et ses collaborateurs.

THORNTON inhibe la régénération des membres chez les larves d'Amblystome au moyen d'une solution de beryllium (0,1999 N de $\text{Be}(\text{NO}_3)_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$); il observe alors histologiquement la forma-

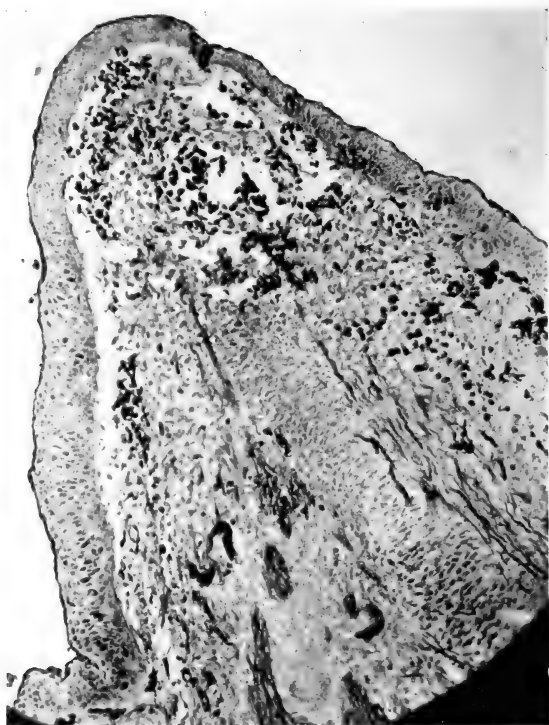


FIG. 6.

Cône avancé, riche en éléments sanguins, à épithélium mince au sommet, plus large sur les parties latérales.
Coloration de Bielchowski (gross. 60 \times).

tion d'une importante membrane conjonctive limitante. S'il ampute à nouveau ces animaux, sans les soumettre à un nouveau traitement, les capacités régénératives réapparaissent.

HALL et SCHOTTÉ reprenant les expériences de SCHOTTÉ et celles de RICHARDSON, font précéder ou suivre l'ablation d'une patte de *Triturus viridescens* d'une hypophysectomie. Ils observent

alors un défaut de régénération et l'image histologique révèle un épithélium très épais avec une prolifération rapide, au-dessous, des tissus dermiques. Dans une série d'expériences subséquentes, les mêmes auteurs observent que l'influence de l'hypophysectomie

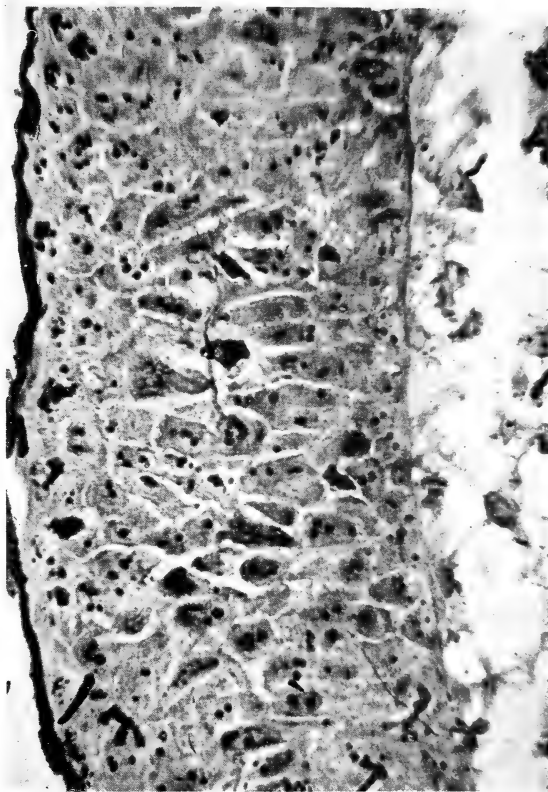


FIG. 7.

Zone épidermique latéro-inférieure du cône représenté figure 6. On peut voir pénétrer et suivre à l'intérieur de l'épiderme une ou deux fibres nerveuses accolées. On remarque l'absence de membrane conjonctive basale nette dans cette zone.

Coloration de Bielchowski (gross. 400 \times).

diminue au fur et à mesure que les phénomènes de régénération sont plus avancés; ils en viennent à l'hypothèse d'une action hypophysaire qui agirait par l'intermédiaire de la surrénale, dans les premières phases de la régénération.

J'ajouterai encore que j'ai souvent observé que les animaux qui subissent le plus grand nombre d'amputations simultanées réagissent le mieux et régénèrent plus vite. On pourrait l'expliquer par un stress plus considérable, déclenchant une sécrétion hormonale hypophyso-cortico-surrénalienne plus grande, avec action de l'hormone surrénalienne sur la cicatrice, principalement en retardant la formation de la membrane conjonctive fibreuse.

Je pense que s'il était possible de retarder suffisamment la formation de cette membrane par des agents chimiques (cortisone ou hyaluronidase peut-être) ou autres, le nombre d'espèces montrant des possibilités de régénération en serait encore accru.

Je n'ai remarqué aucune différence essentielle en ce qui concerne l'édification du régénérat et la pénétration des fibres nerveuses, selon que l'on étudie des régénérats de pattes en place ou les régénérats induits en situation hétérotopique par déviation d'un tronc nerveux.

CHAPITRE DEUXIÈME

LES FIBRES NERVEUSES ACTIVES DANS LA RÉGÉNÉRATION

De nombreux travaux ont été consacrés à ce sujet. Je rappellerai plus bas ceux de LOCATELLI, SCHOTTÉ, SINGER.

A la lumière des expériences pratiquées par ces auteurs et des miennes, je crois, comme l'avaient suggéré GUYÉNOT, puis KIORTSIS et suivant les expériences de SINGER, que ni l'élément moteur, ni l'élément sensoriel, ni le sympathique n'ont une action privilégiée, mais que les fibres agissent par leur nombre. A l'intérieur de chacun de ces nerfs se trouve-t-il des fibres spécialement actives dans les phénomènes de régénération? Je crois que dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est possible ni de l'affirmer, ni de le nier.

Chaque territoire réagit de façon spécifique à l'incitation nerveuse, mais nous savons, depuis les travaux de GUYÉNOT et SCHOTTÉ, que la morphologie du régénérat dépend en partie de la grosseur du bourgeon. Or, s'il y a pour chaque territoire, suivant l'état de ce territoire, l'âge de l'animal, ses conditions de vie, un

nombre limite de fibres nerveuses au-dessous duquel la régénération n'est pas possible, il semble logique d'admettre que plus les fibres seront nombreuses, plus le bourgeon sera gros, et la patte formée typique¹. Mais existe-t-il également un seuil de fibres supérieur, au-dessus duquel les pattes formées ne peuvent être plus grandes que normalement? Je le pense, sans en être certain.

**Effets de déviations d'artères dans le territoire patte,
chez *Triton cristatus*.**

A) Les fibres sympathiques exercent-elles une action spécifique?

SCHOTTÉ, à la suite d'une série de travaux en 1922, 26, 41, arriva à penser que l'élément nerveux important dans la régénération, l'inducteur essentiel, est le Grand Sympathique.

Il base son affirmation sur les expériences suivantes, poursuivies chez *Triton cristatus*:

1. La section isolée, soit du composant moteur, soit du composant sensitif n'empêche pas la régénération.

2. La section simultanée de l'élément moteur et du sensitif n'empêche pas la régénération; il obtient des régénérats sur des pattes avec paralysie motrice et sensorielle.

3. La section du réseau sympathique dans la région brachiale, le nettoyage de la région du plexus brachial de toutes les brides conjonctives, de tout ce qui n'est pas vaisseaux, muscles ou nerfs sensitifs et moteurs, empêche la régénération. Cette dernière expérience a été faite sur 8 animaux qui avaient régénéré une patte, malgré une première désinnervation.

Voici comment SCHOTTÉ relate ces expériences:

« 8 animaux, dont l'examen anatomique avait révélé l'absence de toute innervation, malgré la régénération tardive du membre gauche, ont pu être opérés de la manière suivante: Après l'ouverture de la région du plexus, comme pour les séries précédentes, toute la région de l'ancien plexus est soigneusement nettoyée de tout ce qui n'est pas muscles ou vaisseaux. Ainsi, toute bride d'aspect conjonctif, tout filament suspect est extirpé. Par ce nettoyage, je pouvais espérer avoir éliminé à nouveau les fibres nerveuses

¹ Les petits bourgeons donnent des pattes hypotypiques et les plus petits avortent (GUYÉNOT et SCHOTTÉ, 1923).

invisibles qui auraient, d'après ma supposition, suffi à innervé les membres ou permis leur régénération. Les nerfs collatéraux, par contre, ont été laissés en place, afin que le résultat obtenu restât sans équivoque.

» L'issue de l'expérience répondit pleinement aux prévisions: aucun des individus ne montra trace de régénération du côté où l'innervation invisible, bien que vraisemblablement présente, avait été si radicalement supprimée.

» Si cette expérience paraît assez probante, il n'en reste pas moins dans l'esprit un certain doute, étant donné que tout le raisonnement repose sur l'existence des nerfs invisibles qui seuls auraient été régénérés. Il manque à cette démonstration la constatation directe de la présence de fibres nerveuses amyéliniques, recherche que je n'ai pas eu le temps, en raison des séries en cours, d'effectuer jusqu'à présent ¹. »

SCHOTTÉ ajoute encore une preuve physiologique à l'appui de sa théorie: il observe un effet inhibiteur du gynergène et de la bellafoline sur la régénération du *T. cristatus*.

LOCATELLI, en 1929, réfuta les arguments de SCHOTTÉ, et comme WOLFF (1902-1910), attribua la régénération aux nerfs sensitifs.

Plus récemment, SINGER (1942) a repris l'étude de la question. Il étudie d'abord la répartition anatomique des fibres sympathiques, se rendant au membre antérieur, en partie à l'aide de coupes histologiques colorées, d'après la méthode de Bodian.

Chez 15 animaux (*T. viridescens*), il sectionne les nerfs spinaux 3 et 4, en laissant le sympathique en place. Dans une deuxième série, il sectionne les nerfs spinaux 3, 4 et 5, laissant toujours le sympathique en place. Enfin, chez 34 animaux, il sectionne le sympathique, en laissant les nerfs sensoriels et moteurs en place.

Aucun des animaux des deux premières séries n'a présenté de régénération, si ce n'est après un délai de temps considérable. Par contre, tous ceux de la dernière série ont donné un régénérat.

L'auteur conclut que la présence du sympathique n'est pas nécessaire à la régénération.

A la suite d'une série de recherches plus récentes, il aboutira d'ailleurs à la conclusion qu'il n'y a pas une sorte de fibres ner-

¹ O. SCHOTTÉ: *Régénération chez le Triton*. Revue suisse de Zoologie, n° 33, p. 165 (1926).

veuses spécifiques qui déclenchent la régénération, mais que seul le nombre de fibres intervient, quelle que soit leur origine.

B. *Déviation d'une artère dans le territoire de la patte*

Devant ces résultats divergents, j'ai pensé utile de contrôler l'action de la régénération des fibres sympathiques péri-artérielles. Pour que leurs effets apparaissent plus nettement, j'ai isolé l'artère sous-clavière et ses branches, et l'ai fait aboutir dans le territoire de la patte antérieure,

I. *Rappel anatomique*

1. *Innervation de la patte antérieure.*

Les descriptions anatomiques de l'innervation de la patte antérieure du Triton sont peu nombreuses, mais précises. Rappelons celles de SCHOTTÉ (1926), SINGER (1942), et celle de FRANCIS, chez la Salamandre (1934).

Les nerfs de la patte proviennent principalement des racines spinales 3 et 4; un rameau moins important vient de la 5^{me} et un filet nerveux minuscule se détache de la 2^{me} paire, pour rejoindre celui de la troisième.

Avant leur pénétration dans le membre, de nombreuses anastomoses sont échangées entre ces différents troncs nerveux, qui se divisent en 4 rameaux principaux de grosseurs inégales, deux fléchisseurs et deux extenseurs.

D'après SINGER, seule la branche spinale N° 5 reçoit un rameau communicant sympathique, formé de fibres afférentes viscérales et de fibres préganglionnaires. La partie la plus importante du sympathique destiné à la patte antérieure, quitte la chaîne sympathique à l'endroit où l'artère sous-clavière se détache de l'aorte dorsale.

Ce sont des fibres post-ganglionnaires qui s'accolent à l'artère sous-clavière et se subdivisent avec elle. Ainsi l'artère brachiale et l'artère profonde du bras sont entourées de filets nerveux sympathiques, sur ou dans l'adventice. Cet auteur n'a pas trouvé de communication entre ces fibres sympathiques et les autres nerfs du bras. Ceux-ci peuvent accompagner les vaisseaux, mais sans émettre, ni recevoir de rameaux les reliant au sympathique péri-artériel.

De son côté, FRANCIS rapporte les travaux de ANDERSSON (1892), JAQUET (1900), HOFFMANN (1902), puis décrit la répartition anatomique du sympathique de la patte antérieure de la façon suivante:

Le sympathique cervical est composé de ganglions arrangés par paires qui se suivent longitudinalement, de chaque côté de l'aorte dorsale. Chaque ganglion est relié au précédent et au suivant par des fibres nerveuses, et aux rameaux ventraux des nerfs spinaux par les *rami-communicantes*. Il y a de nombreuses anastomoses entre les deux séries de ganglions sympathiques. Le premier et le second de ces ganglions sont très petits, mais le troisième, situé juste en avant de l'artère sous-clavière, est beaucoup plus gros. Il reçoit les *rami-communicantes* de la racine spinale III. De nombreuses anastomoses relient à ce niveau les ganglions sympathiques des chaînes gauche et droite, anastomoses passant par dessus et par dessous l'aorte. Le tout forme la portion cervicale du Sympathique (ANDERSSON). De ce 3^{me} ganglion ou ganglion sous-clavier, émergent trois ou quatre nerfs. Deux de ceux-ci passent dans le ganglion sous-clavier postérieur. Le troisième, toujours présent, suit l'artère sous-clavière du côté antérieur et gagne ainsi le bras et l'avant-bras. Le quatrième, quand il existe, se rend aux viscères (estomac).

L'auteur note que les *rami-communicantes* des six premiers nerfs spinaux ne se voient pas facilement, parce qu'ils quittent fréquemment le nerf au cours de son trajet à travers les muscles para-vertébraux et les traversent pour ressortir à proximité immédiate de la colonne vertébrale. Ils sont difficiles à repérer. Ainsi ANDERSON n'a pas vu les rameaux communicants de la quatrième racine, dont FRANCIS affirme cependant l'existence.

2. Vascularisation de la patte antérieure:

Les premières images de l'anatomie des vaisseaux de la Salamandre ont été données par RUSCONI, en 1854 (cité d'après FRANCIS), puis par HOCHSTETTER (1888), mais ce dernier ne s'intéressa guère aux vaisseaux desservant les membres.

Puis viennent les travaux de ZUCKERKANDL, BETHGE, les premiers à s'intéresser à l'anatomie des vaisseaux du *Triton* (*Triton taeniatus*).

Voici, en bref, la description de FRANCIS relative à la Salamandre. Celle du Triton n'est pas différente; je n'en ai d'ailleurs pas trouvé dans la littérature.

L'artère sous-clavière qui irrigue la patte antérieure est une branche de l'aorte dorsale. Elle se divise en plusieurs artères de calibre inégal:

1) L'artère thoracique quitte la sous-clavière du côté postérieur et se rend dans les muscles de la paroi.

Dans la région axillaire se détachent ensuite quatre artères:

2) Artère épigastrique antérieure. Elle se rend dans la région abdominale, vers les muscles droits et obliques de l'abdomen.

3) Artère supra-coracoïdienne. Elle est petite et parfois absente. Elle irrigue les muscles attachés au coracoïde.

4) Artère pectorale. Elle irrigue le muscle pectoral et la peau qui le recouvre.

5) Artère capsulaire circonflexe. Elle quitte dorsalement l'artère sous-clavière et passe le long de la face latérale du scapulum, en compagnie de la veine scapulaire circonflexe. Elle donne six branches:

5') Artère brachiale profonde. Elle entre dans la partie dorsale du bras et passe le long de la partie dorsale de l'humérus, en compagnie des nerfs extenseurs. Elle se termine au niveau du coude, non sans avoir donné la petite artère cutanée postérieure du bras.

5'') Artère sous-scapulaire qui irrigue le muscle scapulaire.

5''') Rameaux musculaires (pour le triceps et le deltoïde).

5''''') Artère du trapèze, qui irrigue la peau de l'épaule.

5''''') Artères procoraco-humérale (pour les muscles et la peau de cette région).

6) Artère brachiale. C'est l'artère la plus importante de l'avant-bras. Elle est la continuation directe de la sous-clavière. Elle pénètre dans le bras, en compagnie des nerfs fléchisseurs. Au cours de son trajet, elle donne des rameaux musculaires et cutanés.

Au niveau du coude part l'artère radiale, qui passe du côté radial de l'avant-bras et se dirige vers le premier doigt, tout en irrigant la peau et libérant un rameau récurrent.

Elle se continue par l'artère interosseuse qui donne naissance à l'artère cubitale. Celle-ci irrigue les muscles fléchisseurs de

l'avant-bras et de la main. Un rameau récurrent de la cubitale se rend vers le coude, à travers les muscles extenseurs.

D'autres rameaux de cette artère irriguent le carpe et la main.

II. *Matériel et méthode.*

Ces expériences ont été faites sur des *T. cristatus* provenant d'Italie.

Dans une première série de 47 animaux, l'opération a consisté en une section des nerfs des racines spinales III et IV, environ 4 mm. après leur sortie de la colonne vertébrale, c'est-à-dire bien plus bas que le niveau du départ des rameaux communicants; ensuite l'artère sous-clavière ou une de ses branches (artère profonde du bras ou artère brachiale) est libérée et déviée dans la zone située entre la patte et la crête.

Les instruments nécessaires à cette opération sont les mêmes que ceux utilisés pour les déviations de nerf, soit:

Un bistouri, des pinces d'horloger, deux aiguilles montées, une paire de ciseaux à iridectomie; aiguilles et soie stériles.

L'animal est endormi dans une émulsion d'éther à 4%, puis lavé au savon, rincé et fixé par des bandelettes sur un liège lavé à l'alcool et séché. Un linge stérile fenêtré est posé par-dessus.

Il faut faire une longue incision, partant près de la crête, descendant derrière le scapulum, se poursuivant sur le côté dorsal de la patte maintenue au liège par une aiguille fichée au travers du carpe. Une fois la peau fendue, l'incision porte en profondeur sur les muscles intercostaux pour mettre à nu les racines nerveuses III et IV qui sont sectionnées à 4 mm. environ de la colonne et, pour éviter une régénération trop rapide de ces nerfs, un fragment de 2 ou 3 mm. environ est réséqué.

Après résection du triceps, le coude est désarticulé, l'humérus libéré et désarticulé à l'épaule. Le nerf et l'artère brachiale sont bien visibles. Libérée avec les aiguilles montées, l'artère est saisie dans la région du coude, avec une pince d'horloger qui en comprime la lumière, puis sectionnée en aval. Elle est remontée soigneusement vers le haut de la plaie et libérée avec les ciseaux à iridectomie des attaches conjonctives qui la retiennent encore.

Le plus possible de tissu conjonctif est cependant gardé autour du vaisseau, afin de ne pas léser les fibres sympathiques qui pourraient s'y trouver.

Si, au cours de ces manipulations, l'artère brachiale, très fragile, s'est rompue ou si l'on préfère dévier l'artère sous-clavière, la dissection est poursuivie. La libération des vaisseaux au niveau du creux axillaire déclenche une hémorragie due à la section des branches secondaires (épigastrique, supra-coracoïdienne, pectorale, scapulaire circonflexe, brachiale profonde) qui se détachent à ce niveau.

Pour éviter que l'hémorragie ne devienne dangereuse, il faut comprimer avec les pincettes l'extrémité du paquet vasculaire. La libération de l'artère sous-clavière ne présente pas de difficultés. Le vaisseau ne côtoie pas les nerfs d'aussi près que dans la patte, et une très large part du tissu conjonctif qui le retient peut être dévié avec lui. Le sympathique adventiciel et péri-adventiciel n'est certainement pas lésé (l'artère sous-clavière a été déviée dans les neuf dixièmes des cas).

L'artère déviée, les muscles et la peau retenant encore la patte sont rapidement sectionnés; la plaie est fermée par des fils de soie. On laisse dépasser un peu l'extrémité du vaisseau dévié et on la sectionne au-dessous du niveau de pincement, pour que les fibres sympathiques ne soient pas écrasées. A ce moment peut se produire une hémorragie, d'autant plus abondante que l'animal est près de se réveiller, et qui est parfois mortelle.

L'animal est ensuite mis dans un sac préalablement stérilisé selon la méthode décrite par PONSE en 1924. Les fils sont retirés 7 à 10 jours plus tard et l'animal replacé dans un cristalliseur. La méthode permettant de reconnaître l'animal est celle utilisée par la plupart des chercheurs, et consiste à sectionner un ou plusieurs doigts des pattes restantes.

Dans une deuxième série de 8 animaux, la même opération a été effectuée avec, en plus, une ablation des ganglions sensitifs spinaux et un arrachement des racines motrices.

Enfin, dans une dernière série de 8 animaux, des caillots de sang ont été placés sous l'épiderme d'une cicatrice fraîche, dans la région située entre la patte et la crête, chez des Tritons préalablement désinnervés (ablation des nerfs des racines III-IV-V) et amputés du même côté.

Il a été fait 12 prélèvement dans la première série, pour examen histologique (fixation au Bouin et coloration à l'hémalum-éosine), et 8 prélèvements dans la dernière série, animaux témoins, examinés de la même manière.

Les soins post-opératoires sont les mêmes que pour les animaux avec déviation de nerf, selon la technique de Guyénot.

Les observations ont porté sur une période de plus de trois mois.

III. Résultats.

PREMIÈRE SÉRIE: *Résection des nerfs venant des racines spinales III et IV, déviation de l'artère dans le territoire patte.*

Des 47 animaux de cette série, 6 sont morts d'hémorragie, au cours de l'opération ou peu après. Pour 12 autres, la région dans laquelle l'artère avait été déviée a été prélevée et fixée au liquide de Bouin, pour examen histologique.

Il reste 29 Tritons qui ont été observés régulièrement, pendant plus de trois mois. 6 d'entre eux, soit moins de 21%, n'ont donné qu'une cicatrice simple, sans particularité. 23 animaux, soit le 80%, ont réagi à la déviation de l'artère par la formation d'un petit bourgeon proéminent, au niveau d'aboutissement du vaisseau. Ces bourgeons s'élèvent de 1 à 2 mm. en moyenne au-dessus de la surface de la cicatrice. Ils atteignent leur taille maximum du quatrième au dixième jour après l'opération, puis tous, sans exception, régressent. Voici le résultat des pointages des dixième, vingtième et trentième jours après l'opération:

Au dixième jour, 8 animaux présentent de petits bourgeons, légèrement rougeâtres; 12 ont des bourgeons de taille plus grande et plus franchement colorés; enfin 3 montrent de gros bourgeons rouges.

Le vingtième jour, tous les bourgeons ont régressé. Dans sept cas, la cicatrice a repris un aspect normal. Dans les seize autres, la place de l'ancien bourgeon n'est plus marquée que par la présence d'une petite tache blanche, légèrement proéminente.

Le trentième jour, la tache blanche a quasiment disparu dans tous les cas.

DEUXIÈME SÉRIE: *Déviation d'artère accompagnée d'un arrachement des ganglions sensitifs et des racines motrices des troisième et quatrième paires spinales, du côté de la déviation.*

8 animaux ont été opérés. 3 d'entre eux n'ont donné qu'une cicatrice simple d'emblée. Les 5 autres ont formé des bourgeons à l'extrémité de l'artère déviée. Les observations des dixième,

vingtième et trentième jours après l'opération donnent les résultats suivants:

Au dixième jour, deux petits bourgeons rouges et trois gros bourgeons très colorés.

Au vingtième jour, un petit bourgeon encore coloré; quatre taches blanches légèrement surélevées; une cicatrice simple.

Au trentième jour, trois petites taches blanches et deux cicatrices simples. Les trois petites taches blanches, encore présentes, ont ensuite rapidement disparu.

Ainsi, comme chez les animaux de la première série, nous retrouvons la présence, dans un grand nombre de cas, de bourgeons au niveau d'affleurement de l'artère à la surface. La formation de ces bourgeons n'est donc pas influencée par la section des rameaux communicants des troisième et quatrième paires.

Témoins.

Comme à la suite de l'opération, l'extrémité de l'artère déviée se coiffe d'un caillot sanguin dans la plupart des cas, la présence de ces bourgeons n'est-elle pas due uniquement à ce caillot de sang ? Pour le voir, nous avons pris 8 animaux témoins chez lesquels, dans le territoire de la patte antérieure, un petit carré de peau de 3 à 4 mm. de côté a été enlevé avec une partie des tissus conjonctifs et musculaires sous-jacents.

Après une dizaine de jours, un caillot de sang du même animal, obtenu par section de la queue, est placé sous la jeune cicatrice. Ce caillot se résorbe lentement. Au bout de 8 à 10 jours, caillot et cicatrice sont prélevés pour un examen histologique comparatif ultérieur.

Examens microscopiques.

A) Prélèvements faits sur des animaux de la première série —

2, 5, 8, 10, 23 jours et un an après l'opération.

1) *Image du bourgeon deux jours après l'opération* (schéma fig. 8). — Ce qui frappe dès l'abord, c'est l'importance du caillot et du tissu épithélial.

Le caillot est divisé en deux parties: l'une externe, formée d'une couche dense d'érythrocytes, très colorée; l'autre interne, fibrineuse, claire, comprenant beaucoup moins de cellules sanguines. Les érythrocytes, bien reconnaissables, sont déjà à moitié dégénérés.

L'épithélium, formé de grandes cellules claires, jeunes, à gros noyaux, paraît se développer sur trois fronts:

1. Un groupe de cellules entoure le caillot et semble vouloir le recouvrir.
2. Un autre groupe pénètre directement dans le caillot, parallèlement à la surface de la peau.
3. Un dernier groupe suit les bords de la plaie et pénètre en profondeur.

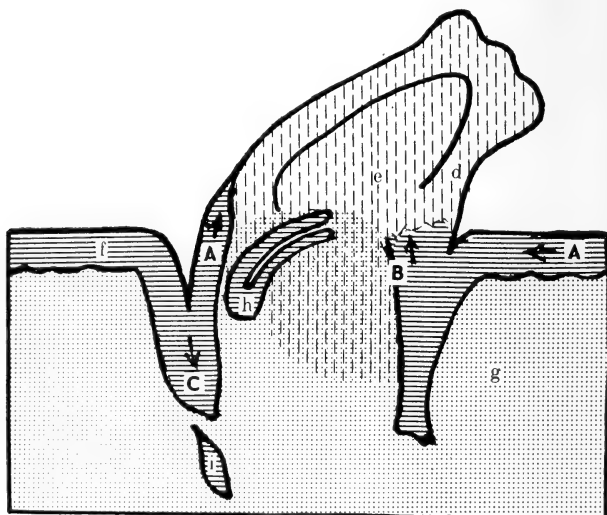


FIG. 8.

Schéma indiquant les directions de progression de l'épithélium, au niveau d'un caillot sanguin comblant une plaie, ou surmontant une déviation d'artère.

- A) Progression en surface. B) Pénétration à l'intérieur même du caillot.
 c) Glissement en profondeur, sous le caillot, dans le lophiodermis.
 d) Caillot, partie externe. e) Caillot, partie interne. f) Épithélium.
 g) Lophiodermis. h) Artère. i) Îlot de cellules épithéliales.

Parmi les cellules épithéliales qui se trouvent au contact direct du sang coagulé, plusieurs renferment dans leur protoplasme des débris d'érythrocytes, nettement reconnaissables grâce à l'hémoglobine qu'ils contiennent.

L'artère, entourée de tissu péri-adventiciel, est facilement visible. Sa lumière est obstruée par de nombreux polynucléaires, de petits amas granulaires, quelques débris cellulaires.

2) *Image du bourgeon de huit jours* (fig. 9, 10, 11, 12, 13, 14 et 15).

— Un élément a, déjà à ce moment, perdu beaucoup de son importance: c'est le caillot. Ce qu'il en subsiste est complètement recouvert par l'épithélium qui est, à ce stade, le tissu le plus marquant.

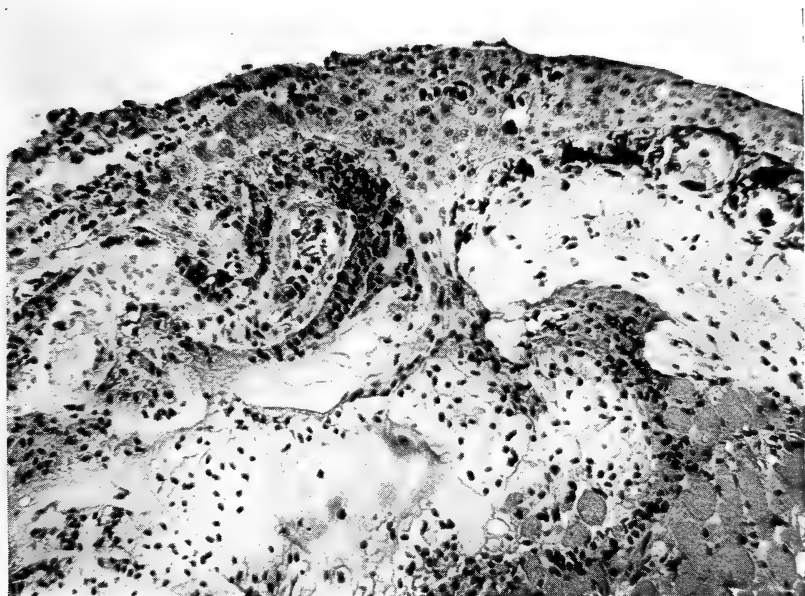


FIG. 9.

Animal n° 144.

Prélèvement effectué huit jours après la déviation de l'artère. On remarque de nombreux débris sanguins à l'intérieur de l'épithélium. Celui-ci est épaissi, mais a surtout tendance à partir en profondeur; on distingue une grande « coulée » cellulaire, bifide à son extrémité inférieure. (On voit sur d'autres coupes du même animal des îlots de cellules épithéliales complètement isolés au milieu du conjonctif.) L'artère elle-même est visible à gauche de la coulée épithéliale, elle est entourée d'érythrocytes; sa lumière en contient aussi quelques-uns. Au-dessous, à côté des masses musculaires, on voit du sang hémolysé, de la fibrine, un caillot en voie de résorption.

Il forme à la surface de la plaie une couche épaisse de plusieurs étages cellulaires (8 à 10 et parfois plus). Un grand nombre de ces cellules contiennent des débris d'érythrocytes colorés par l'hémoglobine. Il est creusé à certains endroits par des lacunes, de grandeurs variables, remplies de sang hémolysé, de déchets d'érythrocytes; les cellules épithéliales qui les bordent ont souvent leur protoplasme bourré de déchets (fig. 13 et 14).

Sous cet épithélium se trouvent, dans les bords de la cicatrice: du tissu conjonctif, des glandes régénérées, des pigments mélaniques. Au centre de la cicatrice, on rencontre du sang dégradé, en voie de résorption, l'artère — dont la lumière, dans un cas, contenait des globules rouges —, enfin des muscles et du tissu

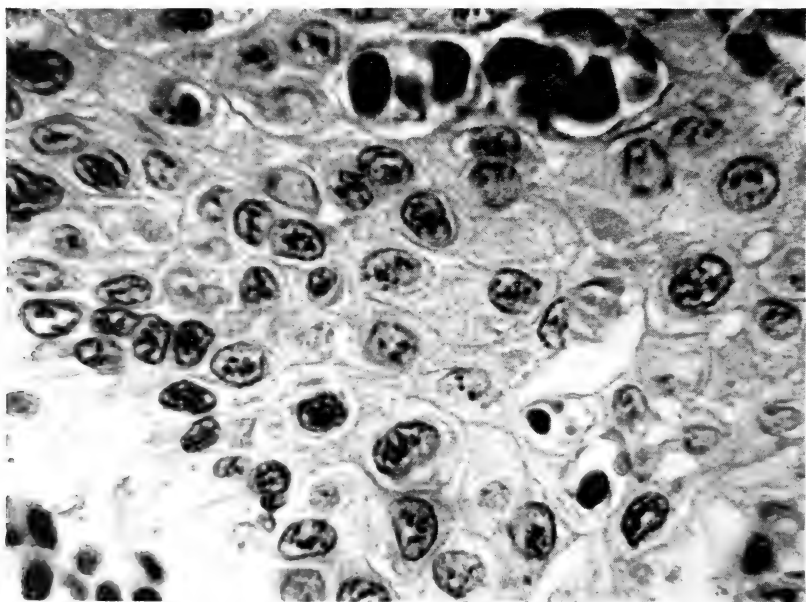


FIG. 10.

Animal n° 144.

Même coupe. Détail d'une partie de l'épithélium, au fort grossissement. La présence de sang phagocyté est facile à repérer.

conjonctif assez riche en macrophages, comme d'ailleurs l'épithélium (fig. 9).

Notons encore la présence d'assez nombreuses « coulées » de cellules épithéliales à l'intérieur du lophioderme, qui descendent souvent profondément et peuvent même parfois perdre le contact avec l'épithélium, formant de petits îlots épithéliaux entourés de conjonctif (fig. 9).

3) *Image du bourgeon de vingt-trois jours* (fig. 16 et 17). — Il ne présente que peu de différence avec celui de huit jours. La

cicatrice est plus petite; l'épithélium est resté épaissi, mais il n'y a pratiquement plus de sang provenant du caillot. Par contre, de nombreuses cellules de l'épithélium sont bourrées d'hémosidérine, produit de dégradation des érythrocytes. Glandes et pigments

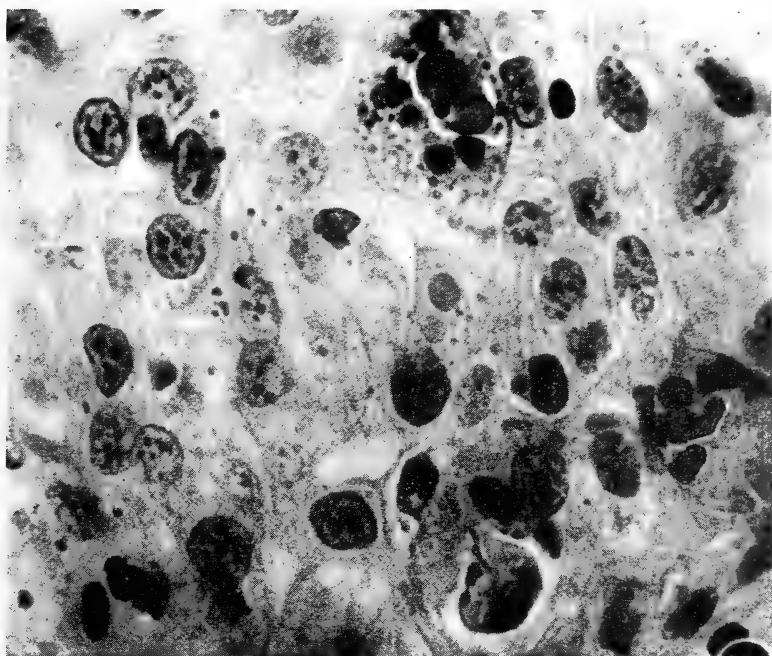


FIG. 11.

Animal n° 144.

Image d'une autre coupe, vue au fort grossissement (500 fois environ). On distingue les nombreuses inclusions d'hémosidérine à l'intérieur du protoplasme des cellules épithéliales.

n'ont pas encore atteint le centre de la cicatrice. L'artère est bien visible, la lumière libre dans le cas examiné.

B) Prélèvements faits sur les animaux témoins, chez lesquels un caillot de sang a été placé dans une cicatrice fraîche (Images de bourgeons de 8-10 et 11 jours).

Nous retrouvons, l'artère en moins, l'image donnée par les bourgeons sur déviation d'artère de huit jours. L'épithélium a considérablement proliféré, recouvert le caillot, glissé en profon-

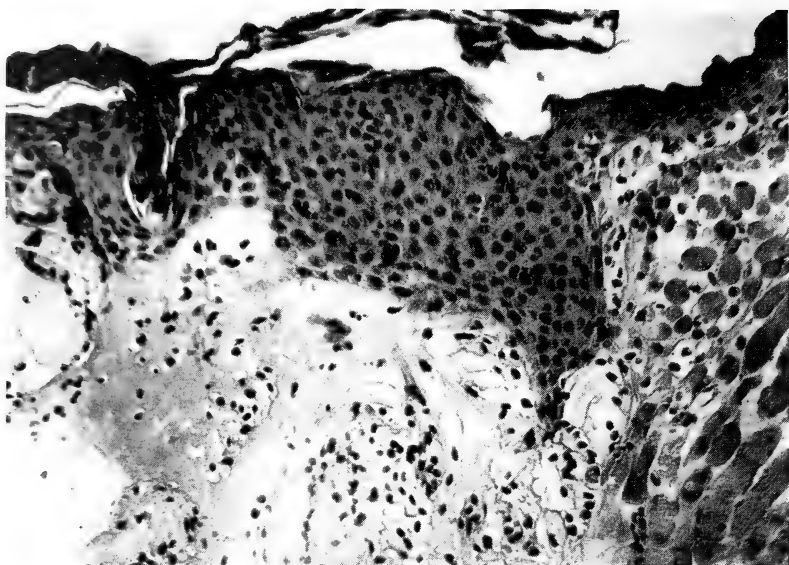


FIG. 12. — *Animal n° 183.*

Prélèvement huit jours après la déviation artérielle. On voit l'épithélium épaissi, contenant du sang et le caillot sous-épithélial en pleine organisation.

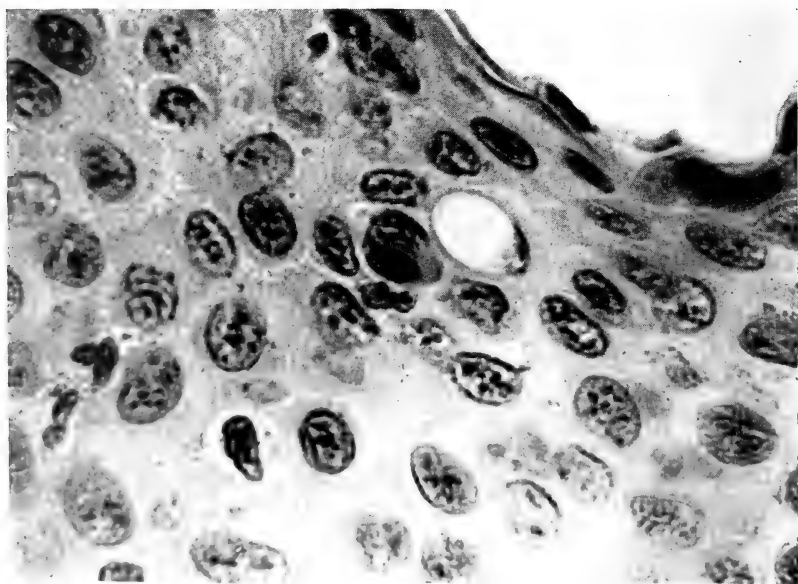


FIG. 13. — *Animal n° 183.*

Même coupe au fort grossissement: détail de l'épithélium, une cellule épithéliale en train de phagocyter un érythrocyte dont on distingue bien le noyau entouré de pigment. En bas à gauche, un polynucléaire, facilement discernable des cellules épithéliales.

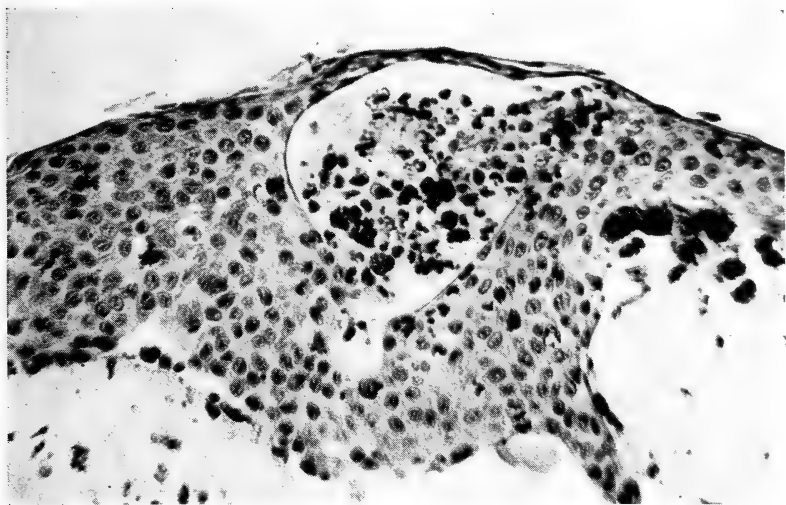


FIG. 14. — *Animal n° 184.*

Prélèvement histologique huit jours après la déviation de l'artère. On voit très nettement une grosse vésicule intra-épidermique remplie de débris cellulaires, d'hémosidérine, de polynucléaires

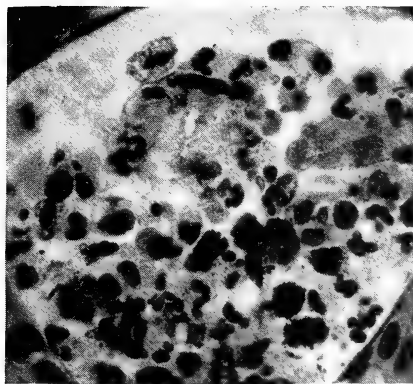
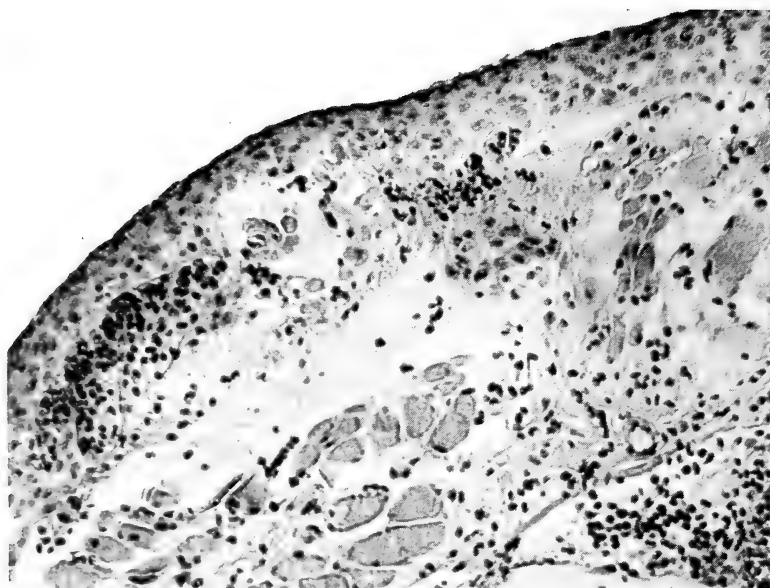
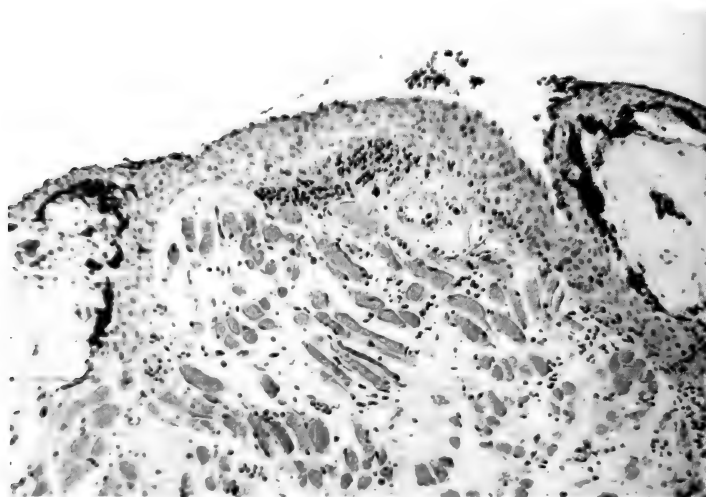


FIG. 15. — *Animal n° 184.*

Même coupe que pour la figure 14. Vue fragmentaire de la vésicule intra-épidermique, à un grossissement plus fort.

FIG. 16. — *Animal n° 173.*

Prélèvement 23 jours après la déviation artérielle. Le bourgeon est beaucoup moins saillant. On distingue encore des débris de cellules sanguines à l'intérieur de l'épithélium. Ilots de cellules épithéliales en profondeur.

FIG. 17. — *Animal n° 173.*

Autre coupe sur laquelle sont visibles le léger épaissement épithélial, le sang au-dessous, l'artère en coupe transversale et les coulées épithéliales à gauche et à droite. On note aussi l'absence de pigment à l'endroit de la déviation.

deur. Il contient des lacunes remplies de sang hémolysé et de débris cellulaires. Ces cellules renferment souvent, dans leur protoplasme, des débris d'érythrocytes.

Le reste du caillot, sang hémolysé, dégénéré, se trouve sous l'épithélium (fig. 18).

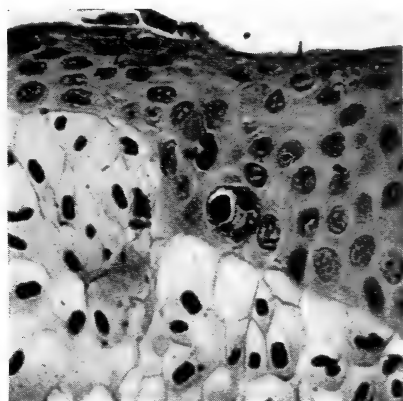


FIG. 18. — *Animal n° 165.*

Prélèvement effectué onze jours après la mise en place d'un caillot sanguin sous l'épithélium. On voit nettement une cellule épithéliale distendue, remplie de débris d'érythrocyte. L'épithélium est épaissi, comprend plusieurs strates cellulaires, comme dans les bourgeons sur déviation d'artères, mais il n'est pas proéminent comme les vrais bourgeons de régénération; au contraire, il a l'air de s'enfoncer en profondeur. Sous l'épithélium: des restes d'érythrocytes du caillot.

IV. *Commentaires.*

Ces résultats appellent des commentaires sur l'importance de deux facteurs: le rôle du sympathique péri-artériel et celui de l'épithélium dans la régénération.

1) *Importance du Sympathique péri-artériel.*

Les expériences de déviation d'artère montrent de façon très claire que le sympathique péri-artériel n'est pas capable de déclencher la formation d'une patte, chez le Triton. Ces résultats confirment ceux de SCHOTTÉ qui a remarqué que la résection d'importants vaisseaux, dans la patte, n'empêche pas la régénération, si les nerfs sont intacts (1926).

D'après les travaux de SINGER, sur le Triton (1942) et de FRANCIS, sur la salamandre (1934), l'artère sous-clavière est le vecteur de la quasi totalité des fibres sympathiques destinées à la patte antérieure. Si nous l'admettons, la déviation de l'artère entraîne du même coup celle des fibres sympathiques. Nous aurions ainsi pratiqué une déviation élective du Sympathique.

Nous avons vu que l'influence des nerfs du système nerveux autonome est très discutée. Tandis que LOCATELLI et SINGER lui déniaient toute influence prépondérante, SCHOTTÉ et BUTLER pensent qu'il est le facteur essentiel, indispensable à la régénération.

Si les descriptions anatomiques sont exactes, nous pouvons dire que le Sympathique ne joue pas un rôle essentiel. Nous avons dévié l'artère avec les tissus péri-adventiciels, comme cela se voit sur nos préparations histologiques et les nerfs qui devaient s'y trouver, ont certainement été déviés.

La question des rameaux communicants ne joue presque pas de rôle dans nos expériences. Indépendamment du fait que leur existence est niée par certains auteurs, s'ils sont présents, ils n'ont certainement pas été lésés dans notre première série d'opérations, où le nerf est sectionné bien après leur départ. Dans la deuxième série, il est probable qu'ils ont été supprimés; cependant les résultats n'en ont pas été modifiés.

2) *Importance de l'épithélium.*

Le rôle joué par ce tissu, au cours des phénomènes de régénération, est discuté. Pour GODLEWSKI et ROSE, il contribue de façon essentielle à la formation du blastème et cela pas seulement pendant les tout premiers stades. ROSE en particulier (1948) base son affirmation sur les faits suivants:

1) Aucun tissu local ne commence à se développer par mitoses, avant la formation du blastème, sauf l'épithélium.

2) Pendant la formation du blastème, on trouve une perte de 12.000 cellules épidermiques et un gain de 18.000 cellules de la régénération, dans un cas, et, dans un autre, une disparition de 18.600 cellules épithéliales pour un gain de 19.700 cellules de la régénération. (Expériences pratiquées à l'aide d'une coloration vitale des cellules épithéliales au Bleu de Nil.)

3) Un grand nombre de cellules épidermiques se forment à l'extrémité distale d'un moignon, avant la formation du blastème.

4) Aucun autre tissu ne perd autant de cellules pendant la formation du blastème.

5) ROSE décrit la transformation des cellules épithéliales en cellules de régénération.

ROSE en conclut que la plus grande partie du blastème de régénération dérive de cellules épithéliales « différenciées ». Mais les expériences de GUYÉNOT sur le lézard montrent l'importance du tissu conjonctif. WEISS, en remplaçant la peau du bras par du tissu pulmonaire, a obtenu des régénérats; ce qui prouve que l'épithélium n'est pas déterminant. C'est aussi l'avis de METTETAL, TAUBE, BUTLER, SCHOTTÉ, PUCKETT, THORNTON, KIORTSIS, MANNER, HEATH.

J'ai remarqué, comme ROSE et d'autres, que la première apparition du bourgeon consiste dans la formation d'une saillie à sommet mousse, constituée uniquement par des cellules épidermiques et pouvant compter dans l'axe du bourgeon jusqu'à vingt couches cellulaires. Cette saillie est centrée par le nerf, aussi bien pour les régénérats en place, que pour ceux induits par déviation du nerf. Les fibres de ce dernier pénètrent en grand nombre à l'intérieur du tissu épithélial, à ce moment (SINGER, 1949; TABAN, 1949).

Mais les résultats des déviations d'artère et d'implantations de caillots montrent que cette dernière accumulation de cellules épithéliales n'est pas spécifique; elle se trouve aussi en dehors de toute régénération. Elle favorise, cependant, très probablement la croissance du jeune blastème. Il faut remarquer, toutefois, que les bourgeons épithéliaux de régénération forment des saillies moutues au-dessus du niveau habituel de la peau tandis que l'épaississement épithélial, dans les déviations d'artère, donne plutôt une image d'épaississement en profondeur, comme on le remarque particulièrement sur les coupes de l'animal 183 (fig. 12), dont le prélèvement pour examen histologique a été fait huit jours après l'opération et chez lequel on compte une quinzaine de strates de cellules épithéliales, au-dessous du niveau normal. Ce n'est pas toujours le cas et parfois même, dans les déviations d'artère, on trouve un épithélium proéminent, comme par exemple chez l'animal 184, où le prélèvement a été fait lui aussi huit jours après l'opération.

GUYÉNOT a remarqué que placer un caillot à l'extrémité du nerf dévié favorise le bourgeonnement. On peut penser que l'action de ce sang est liée à l'afflux de cellules épithéliales qu'il déclenche.

La perte de cellules épithéliales dans le tissu conjonctif n'est pas non plus spécifique de la régénération, puisque je l'ai trouvée après déviation d'artère et implantation d'un caillot. On peut donc, avec la plupart des auteurs, admettre l'origine mésenchymateuse du blastème.

J'ai observé, à la suite d'ORECHOWITSCH, BROMLEY, POLEZAJEW, la capacité lytique des cellules épithéliales à l'endroit du caillot sanguin.

Un fait surprenant est l'intensité de la phagocytose exercée par les cellules épithéliales (fig. 10, 12, 16). ISHIKAWA en 1927 a vu que les cellules de l'épithélium de la peau de *Rana nigro-maculata* sont capables de phagocyter l'encre de Chine mise dans une petite incision cutanée. On connaît, d'autre part, les capacités phagocytaires des épithéliums bronchique, vaginal. Chez le Triton, les capacités de phagocytose de l'épithélium de la peau n'avaient, à ma connaissance, pas encore été décrites.

La confusion des amas sanguins intra-épithéliaux avec des capillaires ne me semble pas possible; l'état des globules rouges, l'aspect des cellules environnantes, ne donnent pas l'image habituelle des capillaires, même si ceux-ci se trouvent en grand nombre. La présence, au début, de débris d'érythrocytes, puis plus tard de pigments (hémosidérine), à l'intérieur du protoplasme des cellules épithéliales, sont autant d'images caractéristiques d'une phagocytose.

V. Conclusions :

1. Le Sympathique périartériel ne joue aucun rôle prépondérant dans la régénération.
2. La déviation de l'artère sous-clavière dans le territoire patte amène la formation de sortes de bourgeons qui disparaissent assez rapidement, sans jamais donner naissance à un membre ou fragment de membre.
3. Le placement d'un caillot sanguin sur une plaie fraîche donne naissance à des formations semblables à ces bourgeons stériles.
4. L'épithélium entoure le caillot, le pénètre, et il se glisse en profondeur dans la plaie, formant parfois des îlots épithéliaux en plein lophioderme.
5. L'épithélium possède des capacités lytiques et phagocytaires.

CHAPITRE TROISIÈME

ESSAIS INFRUCTUEUX POUR REMPLACER L'ACTION
DU NERF PAR DES SUBSTANCES CHIMIQUES

Depuis la découverte de LOEWI (1921), on sait que l'excitation des nerfs végétatifs libère dans les organes qu'ils innervent des substances dont l'action est semblable à celle de ces nerfs. Cet auteur a montré par exemple que l'excitation du pneumogastrique libère dans le cœur une substance douée, comme les filets du vague, de la propriété de ralentir les battements cardiaques. On a constaté depuis des phénomènes semblables pour tous les autres nerfs végétatifs. Les substances ainsi libérées sont dites soit sympathicomimétiques, soit parasympathicomimétiques, selon leur origine. On a pensé qu'elles provenaient des terminaisons nerveuses et qu'elles étaient les intermédiaires nécessaires entre celles-ci et les organes innervés, d'où leur nom de *médiateurs chimiques*.

Le médiateur du parasympathique est l'acétyl-choline, ester synthétisé en 1906 par BEYER, qui agit déjà à des doses très faibles; on obtient par exemple un effet hypotenseur avec une dose de 0,000.001 mg./par kg. Toute une série de substances ont également des effets parasympathicomimétiques, par exemple: les substances muscariniques; d'autres, comme l'ésérine, prolongent l'action de l'acétyl-choline en inhibant la cholinestérase, ferment qui scinde dans l'organisme l'acétyl-choline en choline et acide acétique. La carbaminoyl-choline, la mécholine, sont d'un effet plus durable que l'acétyl-choline, parce que moins sensible à cette diastase.

L'atropine supprime l'action de la choline et de ses esters. Le médiateur du sympathique est la « sympathine » ou adrénaline, qui, au point de vue chimique, est un diphenol avec une fonction alcoolique et une fonction aminée secondaire. Les sympathicolytiques se trouvent parmi les alcaloïdes de l'ergot, de la Yohimbine.

Partant de ces faits j'ai essayé de remplacer l'action du nerf dans la régénération par un ou des médiateurs. Ces expériences ayant abouti à des résultats négatifs je ne ferai que les relater de façon succincte.

J'ai été obligé d'utiliser plusieurs techniques pour tenter d'obtenir une action continue des substances essayées.

J'ai fait subir à un certain nombre de *T. cristatus* une désinervation complète de la patte antérieure par ablation des ganglions rachidiens et section des racines motrices des III^{me}, IV^{me} et V^{me} paire. De cette manière j'ai pu faire agir les substances à étudier dans la région axiale, la plus favorable à la régénération, sans craindre une éventuelle action des fibres nerveuses. C'est là une précaution élémentaire sans laquelle les résultats resteraient suspects; n'importe quelle manœuvre opératoire pourrait en effet permettre à des filets nerveux d'affleurer à la surface, et fausser ainsi les résultats. La plus grande partie des animaux a été utilisée pour les expériences, les autres étant gardés comme témoins.

Dans une première série, j'ai essayé d'insinuer sous la peau du dos de l'animal des tubes capillaires de verre préalablement coudés, dont l'extrémité aboutissait dans une petite plaie de la région axiale. Dans une deuxième série, j'ai essayé de remplacer le verre par un tube de tout petit calibre, en matière plastique, puis par un tube de collodion, très fin. Dans un délai de 7 à 15 jours, tous ces tubes ont été expulsés comme corps étrangers. Les substances placées dans les lumières des tubes et renouvelées régulièrement n'ont donc pas pu agir pendant un temps suffisant. Dans une quatrième série, j'ai utilisé comme tube une aorte prélevée sur un autre animal. Cette méthode a donné des résultats un peu meilleurs, ces aortes sont restées en place parfois pendant trois semaines. Dans une cinquième série j'ai mélangé les substances à essayer à de la poudre de Kaolin, puis placé le tout dans une cicatrice fraîche, à épithélium transparent mais suffisant pour retenir le mélange. Dans une sixième série, le Kaolin a été remplacé par de l'Agar-agar et le mélange séché dans la cloche à vide.

J'ai tenté également de faire affleurer dans la région axiale des nerfs préalablement desséchés puis imbibés de substance à essayer.

Ces trois dernières méthodes permettent aux substances incluses d'agir de façon lente mais constante; les premières permettaient d'essayer des substances rapidement dégradables, mais qui doivent être renouvelées fréquemment pour pouvoir agir de la façon la plus constante possible.

J'ai également essayé d'une sorte de carcan immobilisant le Triton et permettant à un goutte à goutte d'imbiber constamment une petite plaie, mais l'animal réussit presque toujours à se déplacer ou finit par se blesser en voulant se dégager. Enfin j'ai essayé

de mettre certaines substances directement dans l'eau du cristallisateur contenant les Tritons amputés, plaies à vif.

Au moyen de ces différentes techniques, j'ai essayé seules et à des concentrations différentes, ou mélangées les unes aux autres, les substances suivantes: Adrénaline, Bénerva, Becozyme, Choline, Acétyl-choline, Mécholine, Carbaminoyl-choline, Esérine, Cholinestérase, vitamine A.

Les résultats obtenus sont complètement négatifs, aucun animal n'ayant présenté de néoformation rappelant un bourgeon de régénération. Cela ne veut pas dire que mélangées dans d'autres proportions ou à des concentrations différentes, ces mêmes substances ne soient pas susceptibles de déclencher une régénération.

A noter que les témoins désinnervés n'ont pas, eux non plus, présenté de régénération, après plus d'un an.

CHAPITRE QUATRIÈME

DÉVIATION DU NERF BRACHIAL SUR LARVES DE *TRITON*

a) *Introduction.*

Des déviations du nerf ont été effectuées en même temps que les miennes par GUYÉNOT, KIORTSIS et JEANNERET, qui ont opéré 65 larves de *Triton*; plusieurs sont mortes mais 37 ont survécu assez longtemps pour pouvoir régénérer. Sur celles-ci, 2 ont donné naissance à des pattes sur déviation, l'une dans le territoire orthotopique A, normale, l'autre dans le territoire C, duplicaturée, de latéralité inverse. Quatre autres larves n'ont réagi que par la formation de bourgeons abortifs, le reste n'a présenté aucune réaction.

Ces auteurs ont remarqué le fait intéressant que les déviations des nerfs chez les larves de *Triton* donnent un pourcentage de réponses beaucoup moins élevé que chez l'adulte. Ce fait ne se retrouve d'ailleurs pas, nous le verrons, chez les larves d'*Amblystome*.

Il y a probablement plusieurs explications à ce phénomène. L'une d'entre elles est le glissement des fibres du nerf dévié en direction du lieu d'insertion habituelle de la patte.

Ce glissement est probablement facilité par la nature de la peau larvaire du *Triton*. Celle de l'*Axolotl*, beaucoup plus épaisse, sur-

tout s'il s'agit de larves âgées, retient mieux par sa cicatrisation le nerf dévié. Ce glissement semble encore plus fréquent lorsque le membre est laissé en place.

J. SZENPSENWOL, en 1939, a montré que chez *Amblystoma* et *Triturus* larvaires, la greffe d'un membre en position hétérotopique exerce une influence attractive sur le système nerveux environnant; il pense que cette action persiste, mais à un moindre degré, chez l'adulte.

Je me suis demandé si la patte laissée en place dans les opérations de déviation du nerf agissait de façon similaire.

Mes expériences ont porté sur 55 larves de *Triton cristatus* et *Triton alpestris*.

Dans une première série de 23 animaux, j'ai effectué simplement la déviation du nerf brachial ou du plexus brachial, en laissant le membre en place.

Dans une deuxième série de 32 animaux, la déviation nerveuse a été accompagnée d'une amputation complète de la patte.

b) Matériel et méthode.

Les opérations ont été faites sur des larves de *T. cristatus* et *T. alpestris* provenant des étangs de la Station de zoologie expérimentale de Malagnou ou pêchées dans les mares du canton de Genève, et dont la taille variait de 4 à 6 cm.

Les narcoses ont été obtenues par barbotage de vapeurs d'éther (voir détail de la technique au chapitre 5). La technique opératoire a été la même que celle que je décris plus loin pour les larves d'Amblystome (chapitre 5).

Après l'opération, les larves sont laissées pendant 24 ou 48 heures sur du coton humide, à l'abri de la lumière. De cette manière, elles bougent moins. Elles sont ensuite remises dans des cristallisoirs, dont l'eau est oxygénée constamment par barbotage d'air, et partiellement renouvelée tous les deux à trois jours.

Un certain nombre d'animaux ont été autopsiés 4 à 5 mois après l'opération.

Résultats.

A. Première série. — Déviation sans amputation.

Des 23 larves qui n'ont subi que la déviation du nerf ou du plexus brachial, s a n s a m p u t a t i o n simultanée de la patte

entière, aucune n'a donné de patte, même incomplète, sur le lieu de la déviation; une seule a présenté à ce niveau un bourgeon minuscule qui a rapidement régressé, et dont il ne restait plus trace 15 jours après l'opération. Par contre, les pattes paralysées depuis l'opération retrouvent, après un délai de 15 à 20 jours, leur motilité et, semble-t-il, leur sensibilité. (Le degré de sensibilité est très difficile à apprécier chez ces animaux.)

Résultats des autopsies.

Quatre animaux de cette série ont été autopsiés 4 mois après l'opération. Tous les animaux ont été opérés du côté gauche.

N° 17: opération le 9 juin 1950; déviation du plexus brachial à mi-chemin entre la patte et la crête. La patte est laissée en place. Le 18 juin 1950 on voit un petit bourgeon sur déviation, encore apparent le 24 juin, mais qui a complètement disparu le 6 juillet 1950.

On note, le 12 octobre, que la peau s'est pigmentée, mais que les branchies subsistent. Les pattes droite et gauche sont de même longueur (1,2 cm.). La patte gauche est sensible à la piqure, bien mobile. Vérification anatomique sous le contrôle de la loupe binoculaire Leitz. L'innervation de la patte est assurée par les nerfs des racines III et IV. Aucun nerf n'est visible à l'endroit de la déviation.

Nos 32, 33 et 34: Opération le 27 juin 1950, déviation du nerf à mi-chemin entre crête et patte. Ablation de l'extrémité distale du membre par section au travers du carpe.

10 juillet, aucun bourgeon n'est visible sur les déviations.

Le 26 juillet, la patte est complètement régénérée, mobile, sensible.

A l'autopsie, le 16 octobre 1950, les nerfs de la patte proviennent des paires III-IV et V. Rien n'est visible à l'endroit de la déviation.

B. Deuxième série. — Déviation avec amputation.

32 larves ont subi la déviation du tronc nerveux et l'amputation de la patte. Dix jours après l'opération, dix d'entre elles présentaient des bourgeons sur déviation, nettement visibles, et cinq de celles-ci montraient également des bourgeons au lieu habituel d'insertion du membre; 15 larves avaient des bourgeons au lieu d'insertion du membre seulement; enfin 7 n'en avaient pas

du tout. Après 30 jours, 6 des 10 bourgeons sur déviation avaient régressé.

Après 5 à 6 semaines, 18 larves présentent des régénérats en place, c'est-à-dire au lieu habituel d'insertion du membre, et complets. Un animal (le n° 63), montre une patte simple insérée très près du lieu habituel.

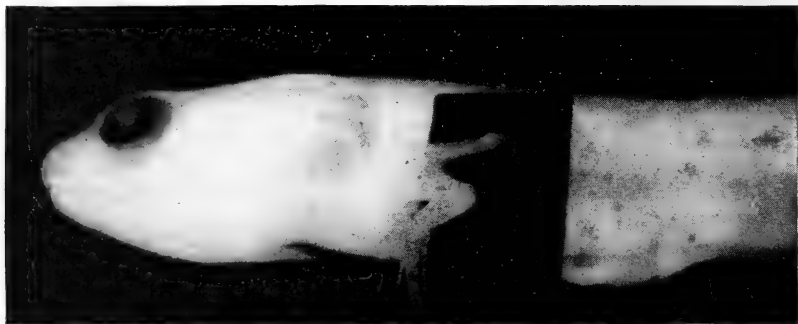


FIG. 19. — *Larve n° 50.*

On distingue la patte surnuméraire hétérotopique, hypotypique, à un doigt dirigé vers le bas.

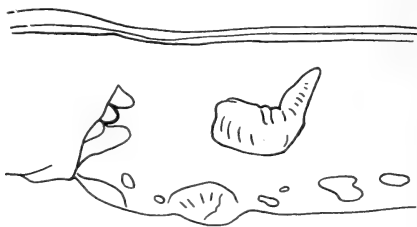


FIG. 20. — *Larve n° 51* (gross. 5 ×).

Patte sur déviation avec le pli du coude ouvert en haut; elle est hypotypique. Pas de régénérat axial.

La larve n° 50 montre à la fois une patte bien régénérée, en place, et un rudiment de patte inséré juste au-dessus (fig. 19), dont la base est même rattachée à la face supérieure du stylopode de la patte en place. La patte surnuméraire est hypotypique; elle se compose d'un avant-bras, d'une ébauche de carpe et d'un doigt dirigé vers le bas.

Une autre (n° 51) montre une patte incomplète, le pli du coude ouvert vers le haut, au lieu de déviation (fig. 20); elle est prélevée et fixée pour un examen histologique.

Autopsies d'animaux de la deuxième série.

Cinq des opérés ont été autopsiés 4 mois après l'opération.

N° 24: Opération le 24 juin 1950, déviation du plexus entre la crête et la patte.

Le 6 juillet, on voit un petit bourgeon sur déviation, qui, le 30 juillet, a déjà un peu régressé.

Autopsie le 12 octobre 1950. Il n'y a pas de régénérat en place, pas de patte au lieu de déviation, mais à cet endroit aboutit, en un agglomérat à moitié fixé à la peau, l'extrémité des nerfs provenant des racines III-IV-V.

Nos 43-44: Opération, le 7 juillet 1950. Déviation du nerf et amputation de la patte. Le 26 juillet, apparition d'un régénérat en place.

Le 12 octobre 1950, autopsie: on trouve en arrière du scapulum, au tiers du chemin entre crête et patte, un amas nerveux, en partie adhérent aux tissus cutanés, formé par les branches de III-IV et V, et d'où partent les nerfs allant à la patte régénérée.

N° 66: Opération le 21 septembre 1950. Le 21 octobre, on trouve un régénérat en place.

Autopsie le 6 janvier 1951: la branche de la quatrième paire est restée là où elle avait été déviée. L'innervation du régénérat est assurée par les branches des troisième et cinquième paires.

N° 55: Opération le 21 septembre 1950. Apparition d'un petit bourgeon à l'extrémité du nerf dévié, le 1^{er} octobre 1950. Ce bourgeon régresse; il est encore visible le 22 octobre 1950. Pas de régénérat en place. Autopsie le 5 janvier 1951: les nerfs déviés aboutissent sur le lieu de la déviation où ils forment une intumescence blanchâtre.

Commentaires et conclusions.

Influence attractive exercée par les membres en place désinnervés sur leurs nerfs déviés.

Ainsi, dans la première série, un seul animal sur vingt-trois a présenté un bourgeon sur déviation, qui s'est d'ailleurs rapidement

résorbé. Aucun n'a donné de patte à l'extrémité du nerf dévié. Nous avons donc 4% d'inductions et 0% de formation de patte.

Dans la deuxième série, sur 32 animaux, 10 ont présenté des bourgeons sur déviation visibles 10 jours après l'opération. 4 de ceux-ci subsistaient après 30 jours et 2 ont donné naissance à des pattes plus ou moins complètes. Nous avons, sur 32 animaux, 31% d'induction et plus de 9% de formation de pattes, mais incomplètes, sur déviation.

Si l'on considère que, dans tous les cas de la première série, les pattes laissées en place ont rapidement retrouvé leur motilité et leur sensibilité, on peut admettre que les nerfs ont glissé dans 100% des cas pour réinnerver le membre axial. Le résultat des autopsies vient le confirmer dans tous les cas où elles ont été pratiquées.

Dans la deuxième série, par contre, nous ne trouvons que 18 régénérats axiaux, soit 56%, ce qui veut dire que, dans le 44% des cas, les nerfs sont restés à l'endroit où ils avaient été déplacés, et les résultats des autopsies le confirment.

GUYÉNOT, KIORTSIS et JEANNERET ont obtenu et décrit la formation de deux pattes complètes et utilisables pour la description du territoire de régénération de la patte, par la déviation du nerf chez la larve de *Triton cristatus*. Ils ont constaté 16,2% d'induction et 5,4% de formation de membres complets.

Rappelons que, chez le *Triton cristatus* adulte, on obtient la formation de pattes supplémentaires dans plus de 10% des cas, et que j'en ai obtenu dans le 34% des cas chez *Triton alpestris*.

Comment expliquer ces différences de pourcentage:

- 1° entre larves et adultes;
- 2° entre les larves des auteurs précités et celles de ma première série (patte axiale laissée en place);
- 3° entre les larves de ces auteurs (patte axiale laissée en place) et celles de ma deuxième série (membre amputé).

1. Les causes des pourcentages plus faibles chez les larves sont exposées par GUYÉNOT et collaborateurs. Ce sont d'abord les difficultés de l'opération (branchies qui recouvrent la région du plexus, nerfs peu visibles parce qu'insuffisamment myélinisés) et surtout le glissement des nerfs déviés, mal retenus par la cicatrice. Ces nerfs vont alors réinnerver le membre axial.

2. Chez les animaux de KIORTSIS et GUYÉNOT, comme pour ceux de ma première série, la patte axiale a été laissée en place. Les résultats diffèrent beaucoup cependant (16,2% d'induction et 5,4% de formation de membre, contre 4% d'induction et 0% de formation de membre). Les techniques n'ont pas été les mêmes. Les larves des auteurs précités, endormies avant l'opération, sont laissées immobiles près de 24 heures, dans une solution de narcotique (MS 222). Les risques de glissement du nerf sont ainsi diminués pendant la première phase de la cicatrisation.

Il n'en a pas été de même pour mes animaux, qui, bien que placés à l'obscurité, se sont mis à bouger dès après l'opération. Ces mouvements généraux favorisent le déplacement du nerf dévié. Les différences de technique expliquent que les résultats soient dissemblables.

3. Les résultats observés chez les animaux de Kiortsis et dans ceux de ma deuxième série diffèrent aussi, mais cette fois dans l'autre sens (16,2% d'induction et 5,4% de formation de membre contre 31% d'induction et 9% de formation de pattes incomplètes).

L'amputation du membre, comme la narcose prolongée post-opératoire, contribuent donc au maintien du nerf à l'endroit où il a été dévié.

Il est bien connu que le nerf dévié montre une tendance à se rendre dans la région naturelle d'implantation du membre, même après amputation de celui-ci. Nous le voyons dans le 56% des cas de notre deuxième série. Cette tendance est cependant encore plus marquée lorsque la patte est laissée en place, et nous la trouvons dans le 100% des cas de la première série.

En conclusion : Chez les larves de *Triton*, les pattes axiales exercent des actions attractives et mécaniques sur leurs nerfs, lorsque ceux-ci ont été déviés de leur trajet.

Ces actions rappellent celles exercées sur les nerfs par les membres hétérotopiques greffés chez les larves d'*Amphibiens*, et observées par J. SZEPSZWOL.

DEUXIÈME PARTIE

LES TERRITOIRES DE RÉGÉNÉRATION CHEZ L'AXOLOTL ET CHEZ TRITON CRISTATUS

La notion de territoires de régénération chez le *Triton cristatus* a été découverte en 1925 par GUYÉNOT à la suite d'expériences sur la régénération du museau de cet animal.

Elle a été établie ensuite expérimentalement par les travaux de GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926), GUYÉNOT et PONSE (1930), BOVET (1930). GUYÉNOT a insisté à plusieurs reprises sur l'importance de cette notion nouvelle (1927, 1929, 1945) qui, entre autres, permet de mieux comprendre le mécanisme du mode d'action des gènes. Ces territoires existent déjà chez les larves et embryons, comme le montrent les expériences de KIORTSIS (1953).

Leur existence, prouvée de façon irréfutable chez le Lézard et le Triton, n'est pas limitée à ces animaux et je suis persuadé qu'une division de l'individu en une mosaïque de territoires, indépendants de la répartition vasculaire ou nerveuse, se retrouve dans d'autres phénomènes que ceux de la régénération, par exemple lors de certains processus physio-pathologiques.

Pourquoi les vertébrés supérieurs ne seraient-ils pas, eux aussi, divisés en une mosaïque de territoires, dès leur formation embryonnaire ? Les pathologues et généticiens connaissent bien les lignées d'individus qui souffrent particulièrement d'atteintes d'un organe, soit, suivant les générations, d'une tumeur, d'une infection, d'un trouble trophique ou métabolique. C'est un point de moindre résistance, un territoire subissant l'action d'un ou de plusieurs gènes de façon élective.

Les expériences relatées ci-dessous contribuent à montrer que les territoires de régénération ne sont pas le fait d'une seule espèce de Triton, ni celui des Tritons seulement.

CHAPITRE CINQUIÈME

OBTENTION DE PATTES SUPPLÉMENTAIRES PAR LA
MÉTHODE DE DÉVIATION DU NERF CHEZ LES LARVES
D'*AMBLYSTOMA MEXICANUM**Introduction.*

SPALLANZANI, en 1768, BONNET, en 1777, ont montré les premiers que les Urodèles avaient la possibilité de reformer un membre amputé.

Depuis, de nombreuses expériences ont mis en évidence l'importance considérable du rôle joué dans cette régénération par le système nerveux périphérique. TODD, en 1823 déjà, s'est aperçu que la section des nerfs empêchait la régénération chez la Salamandre. De nombreuses expériences, consistant à sectionner le nerf avant, pendant et après l'amputation du membre, ont été effectuées depuis, tant chez la larve que chez l'adulte. Ces travaux sont cités et commentés dans les synthèses de SCHOTTÉ (1926), LOCATELLI (1929), ABELOOS (1932), ROSE (1948), SINGER (1952).

FRITSCH en 1911, LOCATELLI en 1923, ont montré que la déviation chez le Triton d'un tronc nerveux déclenche l'apparition d'un membre surnuméraire là où ce nerf aboutit à la surface de la peau. La morphologie du membre ainsi engendré dépend, comme GUYÉNOT et SCHOTTÉ l'ont montré en 1926, du territoire excité.

Chez l'Axolotl, on connaît depuis longtemps l'importance du système nerveux sur la régénération du membre en place. Les expériences de SCHOTTÉ (1944) présentent un intérêt particulier. Il pratique chez des larves de 22 à 38 mm. des sections répétées tous les sept jours des nerfs des troisième, quatrième et cinquième paires spinales, la première section étant faite de deux à seize jours après l'amputation de la patte, et trouve que l'action du nerf est indispensable pendant toute la première phase de la régénération: dédifférenciation, établissement du blastème, transformation de ce jeune blastème en un régénérat possédant une détermination morphogénétique. Dès ce moment, par contre, le nerf n'est plus nécessaire à la croissance du régénérat.

Un nerf dévié est-il capable de donner naissance à une patte surnuméraire chez l'Axolotl aussi bien que chez le Triton ? Le professeur E. Guyénot m'a chargé de résoudre cette question.

BELKIN avait d'ailleurs déjà essayé, sans succès, d'obtenir des pattes surnuméraires par déviation du nerf chez l'Axolotl (non publié).

Matériel et méthode.

Les animaux opérés proviennent d'une ponte élevée à la station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève. Ils vivent dans des bacs dont le contenu est constamment renouvelé par un filet d'eau courante. La température des aquariums suit les fluctuations de la température ambiante; je n'ai pas utilisé de thermostat.

Au moment de l'opération, les animaux avaient atteint une taille de 8 à 12 cm.

Chaque opération a été précédée d'une narcose à l'éther. La larve est placée dans un bocal à moitié rempli d'eau au-dessus de laquelle on pratique une aspiration, au moyen d'un petit tube de verre relié à une trompe à eau. Une deuxième ouverture est pratiquée dans le bouchon, par ailleurs hermétiquement fermé. Dans cette ouverture passe un tube de verre provenant d'un deuxième récipient et aboutissant au fond du bocal, sous la surface de l'eau. Le deuxième récipient est partiellement rempli d'éther et l'admission de l'air se fait sous la surface de ce liquide. Quand l'appareil est en marche, les vapeurs d'éther viennent barboter dans l'eau où se trouve l'animal et assurent une narcose très douce, que toutes les larves ont très bien supportée.

Une fois endormi (après 15 minutes environ) l'animal est mis sur un petit plateau de liège, préalablement nettoyé à l'alcool et fixé au moyen de deux bandes de gaze passant l'une au niveau de la ceinture pelvienne, l'autre à celui de la tête et retenues par leurs extrémités au plateau de liège avec des punaises. Du coton humide est placé sur les branchies.

Pour l'opération, j'ai utilisé les instruments suivants: une paire de ciseaux à iridectomie, des pincettes d'horloger, deux aiguilles montées et un bistouri formé d'un fragment de lame de rasoir fiché à l'extrémité d'une baguette de verre.

L'opération elle-même est très simple: on pratique une longue incision partant à mi-chemin entre la crête et l'épaule, passant der-

rière le scapulum, puis tout au long de la face dorsale de la patte antérieure. Il faut ensuite isoler le nerf brachial long inférieur qui est remonté dans la plaie et placé au sommet de l'incision. Si le nerf ne reste pas en place ou s'il a été lésé, on pratique une incision en profondeur pour libérer le plexus qui est ensuite ramené en surface à la partie supérieure de la plaie. L'humérus est désarticulé, les muscles qui retiennent le membre sont sectionnés, ainsi que les téguments.

Je n'ai placé aucun fil de suture, car ils facilitent l'infection de la plaie. La larve opérée est remise aussitôt dans un bac à eau courante. Aucun animal n'est mort d'une infection consécutive à l'opération. Les deux décès survenus sont dûs, le premier à une morsure faite par un congénère, infectée secondairement, le second de l'ingestion d'un morceau de viande trop gros.

Le nerf est maintenu au lieu de déviation par le tissu cicatriciel.

31 opérations ont été effectuées, 18 à gauche, 13 à droite, sur 18 animaux. Deux des pattes obtenues ont été traitées par la méthode de SPALTEHOLZ modifiée selon PERROT et dessinées à la chambre claire.

Résultats et commentaires.

J'ai obtenu trois pattes, certainement sur déviation, dont l'une a poussé très près de l'emplacement habituel du membre; enfin, un quatrième régénérat en place. Ceci donne un pourcentage de 10% de pattes sur déviation. Bien qu'il soit difficile de conclure sur un petit nombre de cas, nous pouvons cependant remarquer que ce pourcentage est proche de celui obtenu chez le Triton adulte.

Le nombre infime de pattes régénérées en place (une sur trente et une opérations) montre que les nerfs déviés sont bien restés au lieu de déviation et n'ont pas repris leur trajet normal. Ces animaux ont été observés pendant plus de trois ans et aucune autre patte n'a régénéré.

Une autre preuve du maintien des nerfs au lieu de déviation est celle apportée par les dénudations pratiquées chez les animaux n'ayant rien régénéré. Elles consistent en l'ablation d'un fragment de tissu cicatriciel circulaire, d'environ 6 mm. de diamètre, au point d'aboutissement du nerf dévié. Une première dénudation a été faite un mois environ après l'opération, les deux ou trois suivantes après trois et six mois. Dans tous les cas, il a été possible de

repérer le nerf qui se trouvait à l'endroit où il avait été placé ou légèrement en dessous.

Les raisons pour lesquelles tous les nerfs déviés n'ont pas donné naissance à des pattes sont très probablement les mêmes que celles invoquées chez le Triton pour expliquer ce phénomène: cicatrisation trop rapide, bourgeon étranglé par la cicatrice.

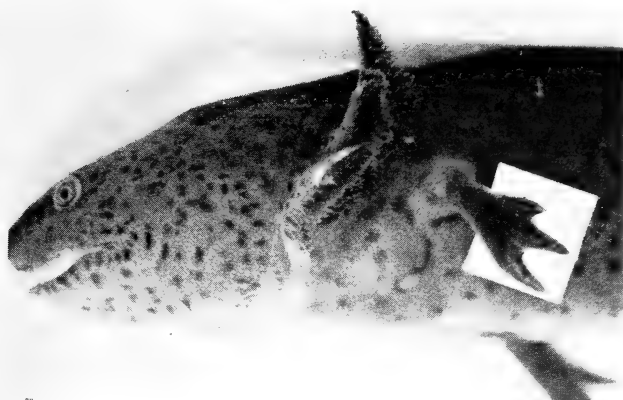
Un fait intéressant, mais non surprenant, est celui de la formation de deux pattes duplicaturées et d'une patte au nombre de doigts insuffisant. Nous savons, depuis les recherches de GUYÉNOT et de son école, que le Triton est une mosaïque de territoires que l'on retrouve chez l'embryon de Triton (KIORTSIS, 1953) et la larve de Triton (GUYÉNOT, KIORTSIS, JEANNERET, 1952). Nos résultats nous engagent à penser qu'il en est de même chez la larve d'Amblystome.

Animal n° 16 (fig. 21).

Peu de temps après l'opération on observe un gros bourgeon sur déviation, du côté gauche; il se transforme après un mois et demi environ en palette puis en une patte simple, à trois doigts, dirigée en arrière. Elle est prélevée au bout d'un an, après photographie, et traitée selon la méthode de SPALTEHOLZ, puis dessinée alors à la chambre claire. On voit deux noyaux d'ossification distaux et deux proximaux, radiaux et cubitiaux, trois os carpiens puis les trois doigts dont deux comprennent un métacarpien, une phalange, une phalangine, une phalangette (fig. 25 et 26) et le troisième, dorsal, qui ne possède que deux phalanges. Cette patte a pris naissance dans une zone comparable à la zone A, orthotopique, du Triton.

Animal n° 6 (fig. 22).

Un mois après l'opération on voit un bourgeon de 2 mm. de long environ, situé au-dessus du lieu d'insertion du membre. Il est bientôt remplacé par une petite patte duplicaturée. Celle-ci est photographiée après huit mois, puis enlevée et traitée selon la méthode de SPATELHOLZ et dessinée ensuite à la chambre claire. On observe (fig. 27 et 28) un os long qui tient lieu tout à la fois d'humerus, de radius et de cubitus, cinq pièces carpiennes et quatre doigts. L'ensemble ne forme pas une patte harmonieuse, mais les doigts sont associés deux à deux, chaque groupe représentant

FIG. 21. — *Animal n° 16.*

On voit une patte située un peu au-dessus du lieu d'insertion normal (que l'on peut repérer par la cicatrice), mais encore dans la zone A.

FIG. 22. — *Animal n° 6.*

Patte sur déviation de nerf dans la zone C, hétérotopique; elle est duplicaturée.

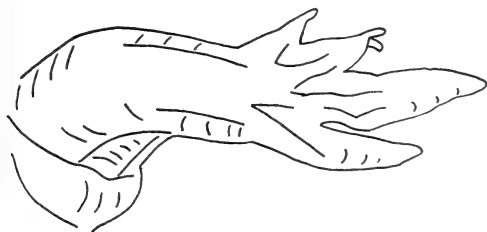


FIG. 23. — *Animal n° 2* (gross. 5 ×).
Patte antérieure, vue par-dessus.

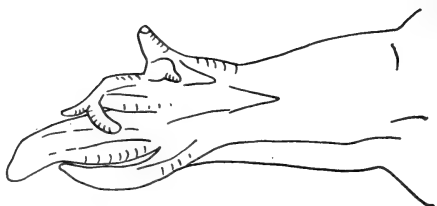


FIG. 24. — *Animal n° 2* (gross. 5 ×).
Même patte que sur la fig. 23, vue de la face ventrale, qui permet de mieux distinguer les duplicatures. Zone C.

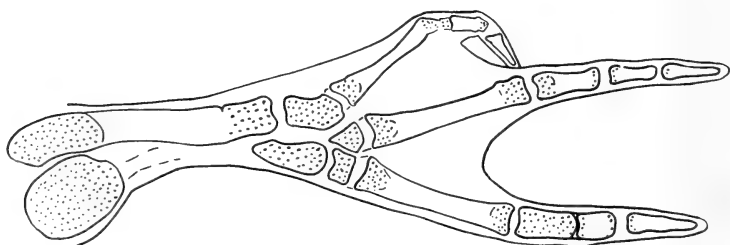


FIG. 25. — *Animal n° 16* (gross. 5 ×).
Patte située au-dessus du lieu d'insertion habituel, mais encore dans la zone A. Traitement à la méthode de Spalteholz, puis dessin du squelette à la chambre claire. Face externe.

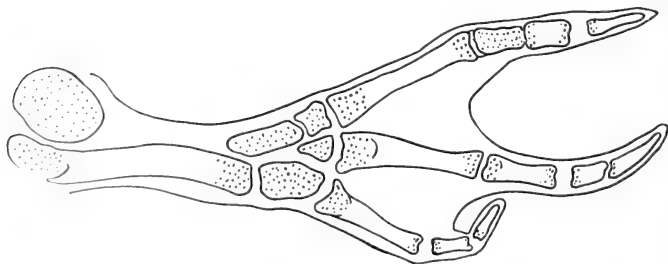


FIG. 26. — *Animal n° 16* (gross. 6 ×).
Même patte que sur la figure 25, mais vue cette fois par la face interne.

manifestement une tendance vers une orientation propre. Trois doigts se composent d'un métacarpien et deux phalanges, le quatrième d'un métacarpien et de l'ébauche d'une phalange. Il s'agit d'une patte duplicaturée et la zone où elle a pris naissance est comparable à la zone hétérotopique C du Triton.

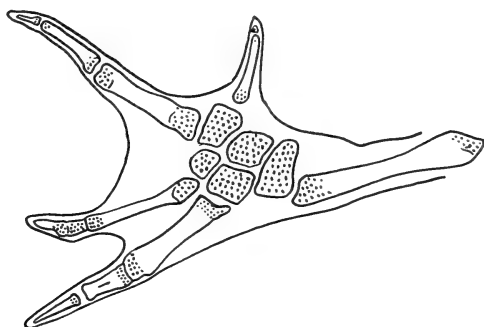


FIG. 27. — *Animal n° 6* (gross. 6 ×).

Dessin à la chambre claire du squelette de la patte droite, obtenue par déviation dans la zone C. On distingue un composant « patte gauche » et un autre « patte droite ».

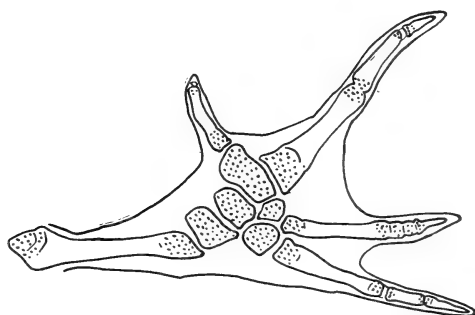


FIG. 28. — *Animal n° 6* (gross. 6 ×).

Même patte que sur la figure 27, mais vue par la face interne.

Animal n° 2 (fig. 23).

Un premier petit bourgeon sur déviation a régénéré au bout d'un mois, mais, grâce à des dénudations répétées, il en est apparu un autre, plus bas situé, qui s'est développé rapidement et a donné

naissance à une petite palette, puis à une patte qui, après trois mois, a été dessinée à la chambre claire. Cette patte est duplicaturée; on peut admettre facilement qu'elle a pris naissance dans le territoire hétérotopique C, mais comme elle se trouve proche du lieu d'insertion habituel, le composant « normal » s'est le mieux développé (fig. 23 et 24).

Ces résultats concordent avec ceux obtenus chez *T. cristatus* adulte et larvaire (GUYÉNOT et coll.).

J'ai également obtenu une patte postérieure sur déviation, dans la zone proche de l'insertion du membre; il s'agit d'une patte orthotopique, qui voisine avec la patte régénérée en place.

CHAPITRE SIXIÈME

EXPLORATION DES TERRITOIRES DE LA PATTE ANTÉRIEURE ET DE LA CRÊTE CHEZ TRITON ALPESTRIS

1) Exploration du territoire de la patte antérieure.

INTRODUCTION

GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER et GALLAND ont montré, en 1948, que le territoire de la patte antérieure du *Triton cristatus* se divisait en quatre zones: une zone orthotopique A, située à proximité immédiate du bras ou dans le bras; une zone B, hétérotopique limite, située près de la crête, à la limite dorsale du territoire; une zone C, hétérotopique dorsale, située dans la région intermédiaire entre la proximité du membre et la proximité de la crête; enfin une zone D, hétérotopique ventrale, entre la patte et le ventre.

Les déviations de nerf dans la zone A donnent naissance à des pattes simples, conformes à la latéralité, non duplicaturées.

Dans la zone B, elles donnent aussi des pattes non duplicaturées conformes à la latéralité du corps, mais inverties, c'est-à-dire avec le bord radial tourné du côté dorsal.

Dans la zone C apparaissent des pattes duplicaturées; il s'agit le plus souvent d'un dédoublement partiel de l'autopode. Chaque fois que les relations d'asymétrie ont pu être déterminées avec

certitude, le composant primaire s'est révélé être une patte gauche non invertie, formée sur le côté droit (asymétrie inverse au côté) qui correspond avec les résultats de BOVER, 1930, sur la patte postérieure.

Enfin, dans la zone D, les pattes sur déviation ne s'obtiennent que rarement et sont hypotypiques.

J'ai tenté de vérifier si l'action du nerf dévié était la même chez *T. alpestris* que chez les autres espèces de Triton et si l'on retrouvait les mêmes territoires, avec leurs subdivisions, que chez *T. cristatus*.

Matériel et méthode

Les *T. alpestris* qui ont été opérés provenaient en partie des étangs de la Station de Zoologie expérimentale de Malagnou et, pour la plus grande part, d'une petite mare des environs d'Anne-masse. Ils atteignaient la taille de 8 à 10 cm.

Pour pratiquer les déviations du nerf brachial long inférieur, j'ai suivi la technique mise au point par l'école de GUYÉNOT et décrite en particulier dans le travail de GUYÉNOT, DINICHERT et GALLAND, page 8 et suivantes.

Cinquante *T. alpestris* ont subi une déviation du nerf brachial long inférieur dans la région située entre la patte et la crête, à des niveaux plus ou moins dorsaux. Douze sont morts peu après l'opération, avant d'avoir eu le temps de présenter une régénération quelconque. Nous n'en tiendrons donc pas compte.

Des 38 animaux restants, 13 ont donné des pattes sur déviation, soit plus de 34%. Ils ont produit dans certains cas des pattes simples, dans d'autres des membres duplicaturés. Les pattes obtenues ont été dessinées à la chambre claire et photographiées, les animaux sacrifiés et conservés au formol, 4 à 5 mois après l'opération.

Toutes les opérations ont été pratiquées du côté gauche. La distance séparant la base de la crête et le centre d'insertion du membre a été mesurée des deux côtés.

Résultats.

Sur 38 animaux, 13 ont donné naissance à des pattes sur déviation. J'en donnerai la description.

N° 85 (fig. 29, 30, 31).

Déviation du nerf brachial long inférieur dans la zone entre patte et crête, mais plus près de la patte. — Après 40 jours, aucun bourgeon n'apparaissant, une dénudation circulaire est pratiquée à



FIG. 29.

Animal n° 85 (gross. 3-4 ×).
Dessin à la chambre claire,
vue de profil.

Côté gauche: distance crête-
patte: 3 mm.; diamètre de
la patte à sa base: 2,5 mm.;
distance de la patte à la
cicatrice *in situ*: 1,5 mm.
Côté droit: distance crête-
patte 5 mm.; diamètre de
la patte à sa base: 2 mm.



FIG. 30.

Animal n° 85 (gross. 3-4 ×).
Chambre claire. Vue par-
dessus.

C. = crête médiane.

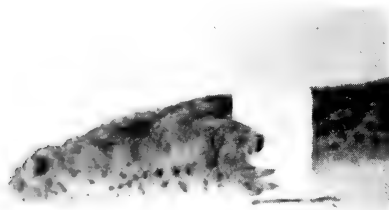


FIG. 31.

Vue de profil de l'animal n° 85.

l'extrémité du nerf dévié, pour le libérer de la cicatrice cutanée fibreuse, qui empêche son action.

Cinquante jours après l'opération, on note un petit bourgeon sur déviation, qui a de la peine à s'accroître; aussi de nouvelles dénudations sont-elles pratiquées après 62 et 77 jours.

Au bout de trois mois et demi apparaît un gros bourgeon qui donne naissance à une patte sur déviation située peu au-dessus du niveau habituel d'insertion du membre.



FIG. 32.

Animal n° 39 (gross. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire, vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 1 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1,5 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 3,5 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 4,5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.



FIG. 33.

Animal n° 39 (gross. 3-4 ×).

Chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.

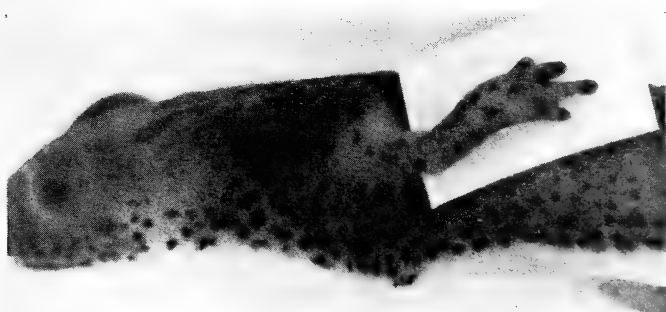


FIG. 34.

Vue de profil de l'*animal n° 39*.

Le centre de l'insertion de la patte régénérée se trouve à 4,5 mm. du bord de la crête, tandis que le centre d'insertion de la patte droite, témoin, se trouve à 6 mm. du bord de la crête.

Un an après l'opération, le régénérat, long de 8 mm. environ, est dessiné à la chambre claire et photographié.

Il s'agit d'une patte gauche à quatre doigts, fonctionnelle; elle présente cependant une petite anomalie: l'ébauche d'un premier doigt en miroir.

Cette patte a donc pris naissance dans le territoire A, mais elle est bien sur déviation, comme le montrent les mesures de la distance patte-crête et la présence d'une cicatrice au niveau d'insertion normal du membre, située au dessous d'elle.

N° 39 (fig. 32, 33, 34).

Déviation du nerf brachial à proximité de la crête, un peu au dessous d'elle (en zone B). — Trente jours après l'opération, on note la présence d'un petit bourgeon à l'extrémité du nerf.

Plusieurs dénudations sont pratiquées, après 30, 44, 64 et 110 jours. Six mois après l'opération, on est en présence d'une petite patte, non duplicaturée.

Au bout d'un an, elle est photographiée, dessinée à la chambre claire et l'animal est fixé à la formaline.

Il s'agit d'une petite patte montrant le pli du coude ouvert du côté dorsal. Le doigt le plus long est le troisième à partir du dos. Il s'agit donc d'une patte gauche simple, dirigée en arrière, invertie, dont le bord radial occupe une position dorsale.

La distance séparant le centre de l'insertion du membre et la limite de la crête est de 1,5 mm. à gauche et 5,5 mm. à droite.

N° 70 (fig. 35, 36, 37).

Déviation du nerf à mi-distance entre la patte et la crête. — Après 12 jours, apparition des deux bourgeons, un sur déviation et un au niveau normal d'insertion du membre.

Dénudation après 15 jours.

Apparition après deux mois et demi de deux régénérats, un axial et l'autre situé plus dorsalement, dans la zone C. Ils sont photographiés.

Après quatre mois ils sont dessinés à la chambre claire et l'animal est fixé à la formaline.

Le régénérat axial donne une patte gauche simple, normalement orientée. Celui sur déviation donne par contre une patte duplicaturée, le pli du coude est ouvert en direction dorsale. Il s'agit probablement d'une patte droite, non invertie, formée sur le côté gauche, constituant le composant principal, avec dédoublement du premier doigt. L'épaisseur de la patte laisse supposer des

duplicatures osseuses dans le stylopode, le zeugopode et les os du carpe.

La distance séparant le bord de la crête et le centre d'insertion des pattes est de 4 mm. pour le régénérat sur déviation, 5,75 mm. pour le régénérat axial, 6 mm. pour la patte droite.



FIG. 35.

Animal n° 70 (gross. 3-4 \times).

Dessin à la chambre claire, vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 3 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2,5 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 1,5 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.

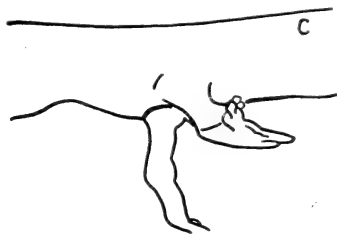


FIG. 36.

Animal n° 70 (gross. 3-4 \times).

Chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.

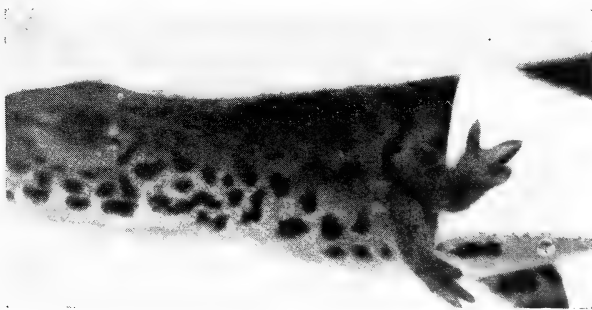


FIG. 37.

Vue de profil de l'*animal n° 70*.

C'est le seul animal de la série à avoir donné à la fois un régénérat axial et une patte sur déviation du nerf.

N° 81 (fig. 38, 39, 40).

Déviation dans la zone C, entre la patte et la crête. — Apparition 20 jours après l'opération d'un petit bourgeon à l'endroit de la déviation.

Dénudations après 43 et 77 jours; à ce moment on est en présence d'un gros bourgeon.

Après 11 mois d'observation, l'animal est photographié, dessiné à la chambre claire et fixé à la formaline.

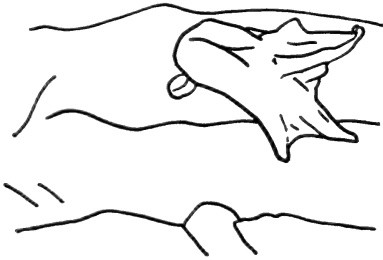


FIG. 38.

Animal n° 81 (gross. 3-4 \times).

Dessin à la chambre claire, patte vue dorsalement.

Côté gauche: distance crête-patte: 3 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2,5 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 0,5 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 4 mm.; diamètre de la patte à sa base: 0,5 mm.



FIG. 39.

Dessin chambre claire.

Patte vue par sa face palmaire.

Animal n° 81
(gross. 3-4 \times).

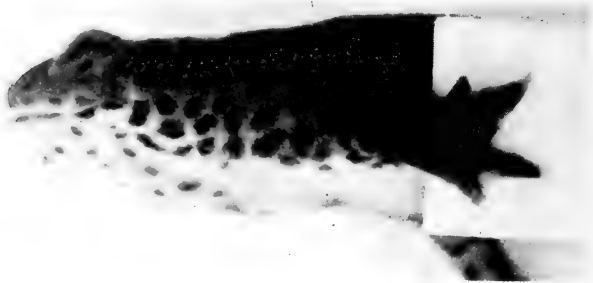


FIG. 40.

Vue de profil, légèrement par-dessous, de l'*animal n° 81*.

La distance séparant le centre d'insertion de la patte hétérotopique, et la limite de la crête est de 4,25 mm. contre 5 mm. pour la patte droite, normale.

La patte sur déviation est duplicaturée et se divise en une partie supérieure formée d'un composant patte droite, à trois doigts, dirigés dorsalement, (c'est le composant principal) et une

partie inférieure formée d'un composant patte gauche à deux doigts; entre les deux parties se trouve une petite formation dirigée dans le même sens que la partie supérieure, mais qui semble compléter la partie inférieure.

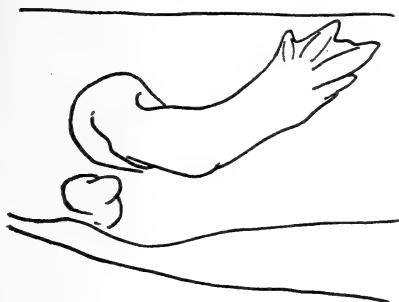


FIG. 41.

Animal n° 98 (gros. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire, vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 3 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 1 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 9 mm.; diamètre de la patte à sa base: 3 mm.

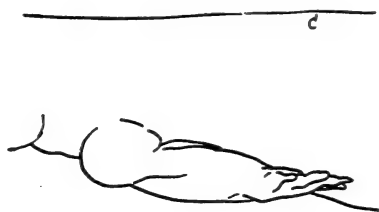


FIG. 42.

Animal n° 98 (gross. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.



FIG. 43.

Vue de profil de l'*animal n° 98*.

Pour la partie supérieure, le pli de flexion est ouvert vers le haut. Elle est composée de trois doigts à compter de haut en bas: les premier, deuxième et troisième.

Pour la partie inférieure, le pli de flexion est ouvert en bas et en dedans. Cette partie ne comprend que deux doigts: premier et deuxième. Ceux qui forment la partie intermédiaire, bien que beaucoup plus petits et dirigés vers le haut, semblent correspondre

aux doigts trois et quatre de la partie inférieure. On peut penser qu'ils ont subi l'influence de la partie supérieure et se sont dirigés dans le même sens qu'elle.

La duplication est donc formée d'un composant principal patte droite, non invertie formée sur le côté gauche et d'un composant secondaire patte gauche.

N° 98 (fig. 41, 42, 43).

Déviation dans la zone C, entre crête et patte. — Quinze jours après l'opération, apparition à l'endroit de la déviation d'un gros bourgeon dirigé en arrière, qui s'accroît rapidement.

Après 10 mois, l'animal est photographié, dessiné à la chambre claire et fixé au formol.

La distance entre le centre d'insertion de la patte sur déviation et la limite de la crête est de 6,5 mm.; celle séparant la limite de la crête et le centre d'insertion de la patte droite normale est de 11 mm.

Il s'agit d'une patte simple, non duplicaturée, dirigée en arrière, dont le pli du coude est ouvert dorsalement; elle a quatre doigts, dont le premier se trouve situé dorsalement, la face palmaire de la main semble dirigée en dehors et la face dorsale en dedans. Il s'agirait donc d'une patte invertie. Cependant, il est difficile d'assurer que la face palmaire de la main est bien dirigée en dehors. La main ne s'est pas fléchie en dehors et seuls les plis de la paume de la main, qui sont plus marqués, permettent de juger de son orientation. Il est cependant difficile d'exclure tout à fait la possibilité d'une patte droite non invertie.

N° 103 (fig. 44, 45, 46).

Déviation du nerf brachial dans la zone C, entre la patte et la crête. — Vingt jours après l'opération, apparaît un petit bourgeon sur déviation, qui tend d'abord à disparaître, puis s'accroît, après avoir été libéré par deux dénudations faites les 36^e et 61^e jours après l'opération.

Après deux mois et demi, on voit apparaître une petite patte sur déviation.

L'animal est dessiné puis fixé au formol neuf mois plus tard. La patte sur déviation est située à une distance de 3,5 mm. de la limite de la crête, tandis que la patte droite, normale, est insérée à 6 mm. de ce point de repère.

La patte obtenue par déviation du nerf est duplicaturée, le pli du coude est ouvert vers le bas. Le premier doigt est petit et duplicaturé, le deuxième est petit, les troisième et quatrième sont de taille presque normale.

Au milieu de la face palmaire se trouve une petite prolifération, complexe, rudimentaire, d'un ou deux doigts.

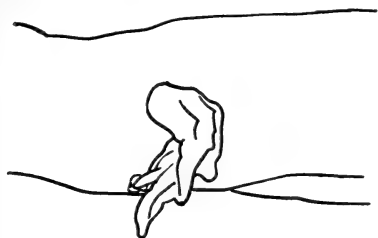


FIG. 44.

Animal n° 103 (gross. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire, vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 2,5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1,5 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 2 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 4 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.



FIG. 45.

Animal n° 103 (gross. 3-4 ×).

Chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.



FIG. 46.

Animal n° 103 (gross. 6,5 ×).

Patte vue par la face palmaire.

Le composant primaire de cette patte duplicaturée est difficile à déterminer.

N° 91 (fig. 47, 48).

Déviation du nerf brachial dans la zone C, entre la patte et la crête. — Un mois et demi après l'opération on voit un petit bourgeon sur déviation dirigé en arrière. Il grossit rapidement. Une seule dénudation s'avère nécessaire, après deux mois.

L'animal est photographié, dessiné à la chambre claire et fixé au formol au bout de neuf mois.

On voit alors une patte sur déviation dont le centre d'insertion est situé à 3,5 mm. de la limite de la crête, tandis que celui de la patte droite se trouve à 6 mm. de ce repère.

La patte est duplicaturée. La face palmaire de la main, cette fois nettement visible, est dirigée en dehors et en bas. Le premier doigt est duplicaturé, petit, et accolé au second qui s'infléchit vers lui. Les deuxième, troisième et quatrième doigts semblent bien formés.

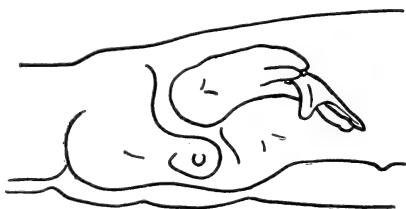


FIG. 47.

Animal n° 91 (gross. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire, vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 2,5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 1,5 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.

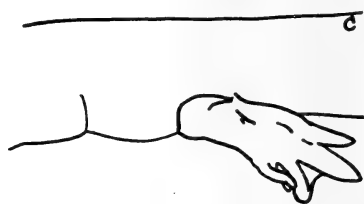


FIG. 48.

Animal n° 91 (gross. 3-4 ×).

Chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.

N° 40 (fig. 49, 50, 51).

Déviation du nerf brachial dans la zone C, entre la patte et la crête. — Quinze jours après l'opération, aucun bourgeon n'est visible. Des dénudations sont pratiquées après 27, 45, 61, 79 jours. Après deux mois et demi, on voit un petit bourgeon sur déviation. Après cinq mois et demi, on aperçoit une petite patte qui paraît simple, dirigée en arrière.

Au bout de neuf mois, l'animal est photographié (fig. 51), dessiné à la chambre claire et fixé au formol.

On trouve une patte dont le centre d'insertion se trouve situé à 3 mm. de la limite de la crête, tandis que celui de la patte droite s'en trouve à 6 mm.

Cette patte est dirigée vers l'arrière, elle a quatre doigts dont le plus long est le deuxième, si l'on compte à partir du doigt le plus central. Les deux faces sont également pigmentées.

Bien qu'il n'y ait pas de duplication des doigts, l'épaisseur de la base du membre ne peut s'expliquer que par la présence d'une duplication des os du stylo- et du zeugopode, peut-être aussi des os du carpe.

On peut donc penser que cette patte est duplicaturée.



FIG. 49.

Animal n° 40 (gross. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire. Vue de profil.
Côté gauche: distance crête-patte: 2 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 5 mm.;
diamètre de la patte à sa base: 2 mm.

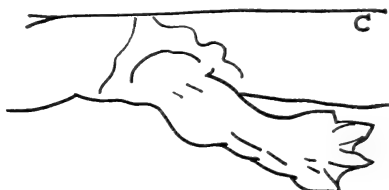


FIG. 50.

Animal n° 40 (gross. 3-4 ×).

Chambre claire. Vue par-dessus.
C. = crête médiane.

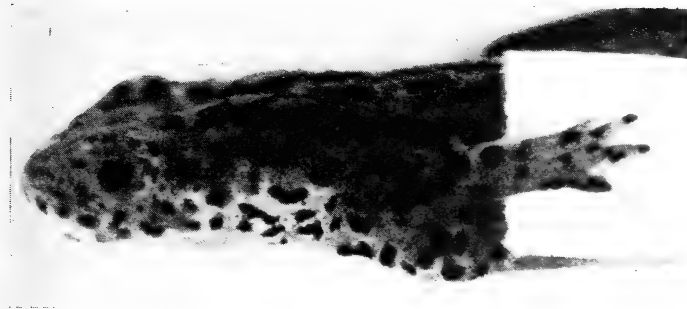


FIG. 51.

Vue de profil de l'*animal n° 40*.

N° 90 (fig. 52, 53).

Déviation du nerf brachial dans la zone C, entre la patte et la crête. — Quinze jours après l'opération, un bourgeon est visible à l'endroit de la déviation. Il a de la peine à se développer et trois dénudations sont nécessaires: après 24, 42 et 58 jours. A ce moment, on note qu'il est descendu en position ventrale.

Après trois mois et demi, on constate une palette à la place du bourgeon, mais elle n'évolue pas. L'animal est dessiné à la chambre claire, douze mois après l'opération.

On trouve une patte hypotypique, formée d'un gros doigt dont le centre d'insertion est situé à 3,75 mm. de la limite de la crête. (Celui de la patte droite se trouve à 6,25 mm. de cette limite.)

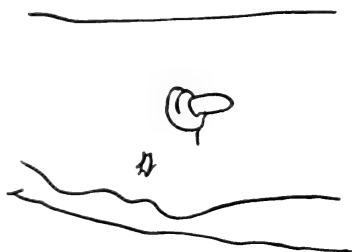


FIG. 52.

Animal n° 90 (gross. 3-4 ×).
Dessin à la chambre claire. Vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 3 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1,5 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 3 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2,5 mm.



FIG. 53.

Animal n° 90 (gross. 3-4 ×).
Chambre claire. Vue par-dessus.
C. = crête médiane.

N° 92 (fig. 54, 55).

Déviation du nerf brachial dans la zone C, située entre la paue et la crête. — Quinze jours après l'opération on voit un petit bourgeon sur déviation. Des dénudations sont faites après 24, 42 et 58 jours. A ce moment, le bourgeon s'est transformé en une petite palette, mais il a de la peine à se développer.

L'animal est dessiné au bout d'un an.

On se trouve en présence d'une patte hypotypique, de petite taille. Son centre d'insertion est situé à 4,75 mm. de la limite de la crête, tandis que celui de la patte droite se trouve à 6,25 mm. de cette limite.

La patte se dresse en direction dorsale, légèrement inclinée vers l'arrière; son extrémité est formée par trois doigts mal différenciés.

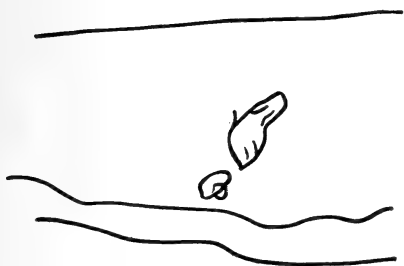


FIG. 54.

Animal n° 92 (gross. 3-4 \times).

Dessin à la chambre claire. Vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 1,5 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 5,5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2 mm.

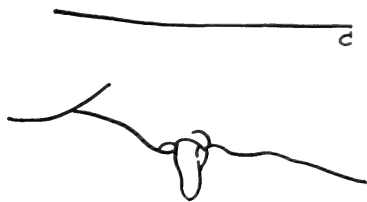


FIG. 55.

Animal n° 92 (gross. 3-4 \times).

Chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.

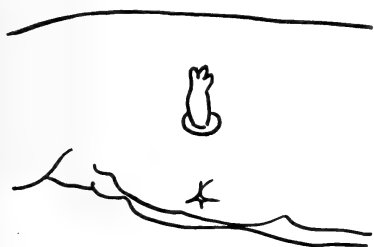


FIG. 56.

Animal n° 95 (gross. 3-4 \times).

Dessin à la chambre claire. Vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 4 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1,5 mm.; distance de la patte à la cicatrice *in situ*: 2 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 2,5 mm.

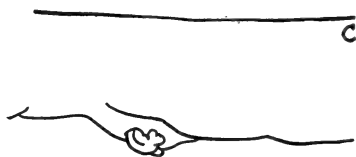


FIG. 57.

Animal n° 95 (gross. 3-4 \times).

Chambre claire. Vue par-dessus.

C. = crête médiane.

N° 95 (fig. 56, 57).

Déviation du nerf dans la zone C, entre crête et patte. — Quinze jours après l'opération, on voit un gros bourgeon à l'endroit où aboutit le nerf, ce bourgeon s'accroît d'abord, puis se met à régesser, malgré une dénudation. Il donne naissance à une patte hypo-

typique, située à 5,5 mm. de la crête (la patte droite s'en trouve à 6,5 mm.).

L'animal meurt un an plus tard. Il est dessiné et conservé au formol.

No 66.

*Déviatio*n du nerf dans la zone C, entre crête et patte. — Quinze jours après l'opération, on voit un petit bourgeon sur déviation.

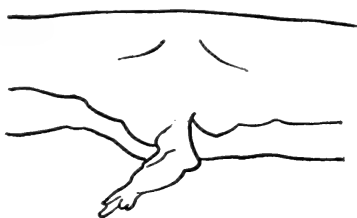


FIG. 58.

Animal n° 48 (gross. 3-4 ×).

Dessin à la chambre claire. Vue de profil.

Côté gauche: distance crête-patte: 5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1,25 mm.

Côté droit: distance crête-patte: 4,5 mm.; diamètre de la patte à sa base: 1,5 mm.



FIG. 59.

Animal n° 48 (gross. 3-4 ×).

Chambre claire. Vue par-dessous.

Malgré plusieurs dénudations on n'obtient qu'un petit régénérat hypotypique à un doigt.

N° 48 (fig. 58, 59).

*Déviatio*n du nerf brachial dans la zone C, entre patte et crête. — Vingt jours après l'opération la plaie s'infecte, s'agrandit, puis se cicatrise. On note, deux mois après l'opération, l'apparition d'un bourgeon de régénération inséré en dessous de la zone habituelle d'implantation du membre. Ce régénérat se développe et apparaît au bout de trois mois nettement duplicaturé. Après cinq mois et demi il est dessiné à la chambre claire et fixé au formol.

Le centre d'insertion de cette patte se trouve à 5,75 mm. de la limite de la crête, tandis que celui de la patte droite normale en est distant de 5,25 mm. On peut donc admettre que cette patte se trouve dans la zone D.

Elle est duplicaturée, dirigée vers en bas, le pli du coude est ouvert en avant, côté oral, la face palmaire regarde en dedans.

L'alignement des doigts est perpendiculaire à la face palmaire. Seuls deux doigts, externes par rapport aux autres, sont nettement visibles; les autres forment un ensemble mal développé et inanalysable.

Commentaires.

Les deux questions que nous avions à résoudre étaient:

1. Un nerf dévié dans le territoire de la patte antérieure de *T. alpestris* est-il capable de provoquer la croissance d'un membre surnuméraire ?

2. Si tel est le cas, le territoire de la patte antérieure de *T. alpestris* se divise-t-il, à l'image de celui de *T. cristatus*, en plusieurs zones aux capacités morphogénétiques bien déterminées ?

À la première question il est facile de répondre que sans aucun doute le nerf agit chez *alpestris* comme chez *cristatus*; il se montre capable d'induire la formation de pattes à l'endroit où il a été dévié. Le pourcentage de réponses est même étonnamment élevé: dans 34% des cas nous avons obtenu une réponse. (On admet chez le *T. cristatus* que seuls 10% des animaux environ réagissent favorablement.)

À la deuxième question, il est aussi possible de répondre par l'affirmative; nous avons retrouvé la division du territoire de la patte antérieure de *T. alpestris* et elle se superpose à celle observée par GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER et GALLAND chez *T. cristatus*.

On peut donc diviser ce territoire en quatre zones: zone A, orthotopique, à proximité immédiate de l'insertion de la patte normale; zone B, hétérotopique limite, près de la crête, à la limite dorsale du territoire; zone C, hétérotopique dorsale dans la région dorsale intermédiaire entre la proximité du membre et la proximité de la crête; zone D, hétérotopique ventrale, entre la patte et le ventre.

Zone A.

Une seule patte a été obtenue dans la zone A, à sa limite dorsale, celle de l'animal n° 85 (fig. 29, 30, 31).

Elle est conforme à la latéralité, l'axe radio-cubital est normalement orienté. Elle présente cependant une petite anomalie: l'ébauche d'un doigt en miroir (le premier).

Cette observation est comparable à celle de l'animal n° 254 de GUYÉNOT et collaborateurs (p. 54). La déviation s'étant rapprochée de la place où s'insérait le membre normal, le régénérat a donné une patte orientée comme une patte normale, mais avec un métacarpien et un doigt supplémentaire (le quatrième).

Dans le cas du n° 85, il y a eu aussi très vraisemblablement glissement du bourgeon sur déviation vers la zone d'insertion normale du membre, ce qui explique la présence d'une duplication d'un doigt.

Zone B.

Une patte a été obtenue en zone B, celle de l'animal n° 39 (fig. 32, 33, 34). C'est une patte complète, le bord radial tourné du côté dorsal, le pli du coude ouvert en direction dorsale, tournée en direction de la queue. Il s'agit donc d'une patte gauche invertie.

Zone C.

Neuf pattes ont été obtenues en zone C, trois d'entre elles sont hypotypiques, une seule est accompagnée d'un régénérat axial.

Mis à part les régénérats hypotypiques, tous les bourgeons qui se sont développés dans la zone C ont donné des pattes dupliquées, à une seule exception près (n° 98).

On ne peut expliquer le cas de l'animal n° 98 (fig. 41, 42, 43); une telle patte devrait se trouver dans la zone B, mais il n'en est rien.

Zone D.

Une seule patte (n° 48, fig. 58, 59) a été obtenue en zone D, le bourgeon initial n'a d'ailleurs pas pris naissance dans cette zone et n'y est parvenu que par un déplacement, suite d'une infection de la plaie.

On ne peut donc être certain que la morphologie réalisée provienne uniquement de la zone D. Le fait que cette patte soit dupliquée semble au contraire indiquer une influence de la zone C.

2) Déviation du nerf brachial long inférieur dans le territoire crête.

Matériel et méthode.

La déviation du nerf brachial long inférieur a été menée comme précédemment pour l'exploration du territoire de la patte, mais en faisant aboutir cette fois-ci le nerf dans le territoire de la crête.

Dix *Tritons alpestris* ont été opérés, deux sont morts un mois après l'opération; nous n'en tiendrons pas compte. Les survivants ont été dessinés à la chambre claire et l'un d'eux photographié.

Résultats.

Sur les huit animaux restants, cinq ont réagi à la stimulation du nerf par la formation d'une crête très développée au niveau

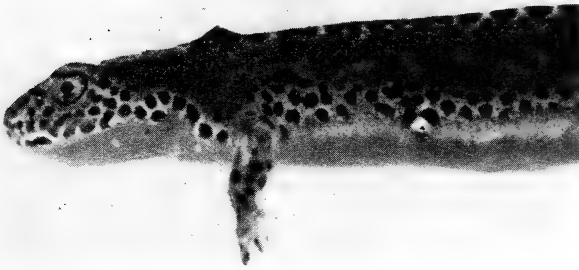


FIG. 60.

Vue de profil, déviation du nerf dans le territoire crête.

d'affleurement du nerf (fig. 60). Nous avons donc obtenu une réponse dans 60% des cas, ce qui paraît beaucoup.

Commentaires.

La présence d'un territoire « crête » répondant à la stimulation d'un nerf dévié par la formation d'une petite crête mieux développée que le reste de l'organe ne peut faire de doute chez *T. alpestris*.

Il est possible que dans un ou deux cas (celui de l'animal 137, par exemple), la formation induite n'ait pas été constituée uniquement de crête, mais aussi d'un petit rudiment de patte. Il s'agirait alors d'une chimère « crête-patte », comme nous les connaissons chez *T. cristatus*.

3) Déviations du nerf brachial supérieur dans le stylopode, sans amputation de la patte, chez *T. alpestris*.

INTRODUCTION

Nous savons que la déviation du nerf brachial long inférieur dans le stylopode amène, chez le *T. cristatus*, la formation de pattes simples. Celles-ci sont assez souvent hypotypiques (5 sur 17 dans le travail de GUYÉNOT et coll.), ce qui semble dû, pour les cas cités, à la présence d'une régénération axiale concomitante, et au fait que les bourgeons nés sur déviation sont restés en place, loin du centre axial de régénération. GUYÉNOT et collaborateurs disent ceci: «On peut penser qu'ils se sont trouvés en dehors du courant qui faisait affluer vers la surface du moignon les matériaux formateurs, et que, pour cette raison, leur différenciation a été inhibée. A plusieurs reprises, des palettes paraissant normales, avec indication de deux ou trois doigts ont, en effet, subi une involution ultérieure.

» Dans un cas (n° 131), il s'est formé sur la déviation une palette avec indication des doigts qui aurait pu évoluer normalement si son déplacement en direction distale ne l'avait amenée à fusionner avec le régénérat axial et à être entièrement assimilée par ce dernier. »

L'inhibition du développement du bourgeon sur déviation, son assimilation dans un cas, sont le fait de régénérats axiaux en cours de croissance. Une patte adulte est-elle capable d'exercer une action similaire ? C'est la question que nous nous sommes posée.

Matériel et méthode.

Par une petite incision dans le stylopode le nerf brachial supérieur (extenseur) est mis à nu, avec l'artère profonde du bras qui l'accompagne. Ce paquet vasculo-nerveux est sectionné à la partie la plus distale, atteinte par l'incision et placé de telle sorte que l'extrémité sectionnée vienne affleurer à la surface, en la dépassant légèrement. La plaie est ensuite fermée par un ou deux points de suture.

Vingt-neuf Tritons ont été opérés de cette manière; ils ont subi ensuite plusieurs dénudations.

Résultats.

Des vingt-neuf opérés trois sont inutilisables, étant morts trop rapidement après l'opération.

Après quinze jours, 25 des 26 survivants présentent à l'extrémité du nerf dévié un petit bourgeon de régénération d'aspect habituel. Mais, dans les trois mois qui suivent, et malgré de nombreuses dénudations, la grande majorité de ces bourgeons (23) régressent complètement, faisant place à une cicatrice simple.

Deux bourgeons seulement continuent leur développement, donnant naissance chacun à une patte hypotypique se réduisant à un gros doigt un peu crochu.

Commentaires.

Ainsi la déviation du nerf dans le stylopode ne donne-t-elle naissance que dans 7% des cas à des régénérats, et encore sont-ils tous hypotypiques. Pourtant le pourcentage d'inductions est très élevé (25 animaux sur 26, soit 96%), ce qui prouve que les opérations ont été réussies et les nerfs bien déviés.

Il ne s'agit certainement pas là de l'incapacité d'un territoire à former une patte sur déviation, mais bien de l'influence inhibitrice causée par la patte en place. Cette action ne s'exerce probablement pas uniquement par frustration du matériel nutritif nécessaire au jeune bourgeon, puisque le membre trouve ses aliments dans la branche principale de l'artère sous-clavière, l'artère brachiale, laissée en place, et que le bourgeon est alimenté par l'artère profonde du bras accompagnant le nerf brachial supérieur (extenseur). On peut penser qu'il y a aussi intervention d'une action d'un autre ordre, peut-être une attraction du nerf dévié par la masse de la patte en place, comme on le voit chez la larve de Triton.

Il est possible que la déviation d'une masse nerveuse plus considérable, comme par exemple celle du nerf brachial long inférieur, puisse contrebalancer cette inhibition. Il ne s'agit là que d'une hypothèse. De toutes façons, on sait que la déviation du nerf brachial supérieur est suffisante pour déclencher, dans le territoire patte, par exemple, la formation d'un membre surnuméraire.

D'autre part, les bourgeons observés ne sont pas dûs uniquement à la présence de l'artère déviée puisque deux d'entre eux se

sont montrés capables d'engendrer des pattes hypotypiques, ce qui n'est jamais le cas pour les bourgeons nés sur déviation d'artère.

La patte adulte est donc capable d'exercer une action inhibitrice sur le développement de bourgeons obtenus par déviation du nerf brachial supérieur dans le stylopode.

CHAPITRE SEPTIÈME

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

En schématisant, il est possible de partager les facteurs importants qui interviennent dans la régénération en trois grands groupes :

- 1) Facteurs locaux;
- 2) Facteurs généraux;
- 3) Facteurs inducteurs.

Mais bien entendu, chacun d'eux subit l'influence des autres. Dans le premier groupe, plusieurs éléments interviennent :

- a) L'épithélium;
- b) La limitante;
- c) Le conjonctif;
- d) Les autres tissus : musculaire, cartilagineux, osseux, les vaisseaux.

I a) *L'épithélium* recouvre rapidement la plaie, par glissement cellulaire et prolifération mitotique. Il forme un petit amas cellulaire au-dessus de la surface, au lieu d'aboutissement du nerf, et centré par celui-ci. Mais bientôt cet amas cellulaire se creuse et nous assistons à la formation du cône, puis de la palette.

Pour plusieurs auteurs, à la suite de GODLEWSKI, et surtout pour ROSE, l'épithélium contribuerait de façon essentielle à la formation du blastème, les cellules épithéliales passeraient en masse dans le conjonctif, engendreraient les cellules de la régénération qui, par différenciation, donneraient à leur tour naissance aux divers éléments du régénérat. Je peux suivre cet auteur quand il décrit la chute de cellules épithéliales dans le conjonctif. J'ai montré que des groupes de cellules épithéliales peuvent se rencontrer dans le conjonctif, et le schéma indique le processus de ce passage (fig. 8), que j'ai d'ailleurs retrouvé dans la régénération

normale, lors de déviation de nerfs et aussi lors de déviation d'artère. Soulignons que dans ce dernier cas, le bourgeon n'est pas suivi de l'édification d'un régénérat.

Mais je pense, avec la plupart des auteurs, et au vu des expériences d'EFIMOV, GUYÉNOT, KIORTSIS et d'autres, que si l'épithélium joue un rôle important peu après l'amputation, les potentialités morphogénétiques du régénérat sont apportées par le conjonctif.

I b) *La limitante*. — Un fait est certain: la limitante n'existe pas encore lorsque les fibres nerveuses pénètrent dans l'épithélium, ensuite dans le cône. Elle réapparaît d'abord au sommet, puis le long des parois. Sous l'épithélium se développe une membrane de plus en plus épaisse, bientôt semblable à celle de la peau d'adulte normale. Si la formation de cette membrane est trop précoce, elle entrave certainement la régénération en s'opposant à la croissance des axones; nous en avons plusieurs preuves: lors de l'inhibition de la régénération par une substance chimique, le beryllium, THORNTON observe la formation précoce d'une importante membrane. A l'inverse, chez les animaux qui habituellement ne régénèrent pas, des retards de cicatrisation provoqués par des solutions salines (ROSE) permettent la formation de régénérats. De même, le remplacement de la peau adulte par de la peau larvaire entraîne les mêmes conséquences, grâce au même phénomène: retard dans la formation de cette membrane sous-épithéliale. Inversement, l'absence de membrane permet un contact direct entre épithélium et tissu conjonctif probablement très important, et qui n'est d'ailleurs pas sans analogie avec ce qui se passe dans certains processus tumoraux.

Enfin LITSCHKO (1934), cité par ROSE, remarque que les membres d'Axolotls irradiés (aux rayons X) ne régénèrent pas, à moins que l'on enlève la cicatrice collagène due à ces rayons. Ces résultats sont à mettre en rapport avec ceux de BUTLER et O'BRIEN, de PUCKETT. BUTLER et O'BRIEN ont montré que l'action inhibitrice des rayons X sur la régénération n'atteignait que les régions directement irradiées, en modifiant des facteurs locaux.

I c) *Le conjonctif*. — Porteur des potentialités du régénérat, il contribue grandement à la formation du bourgeon. La localisation précise de ses potentialités est intéressante. A quoi est-elle due ? Les territoires de régénération se retrouvent, comme l'a bien

montré KIORTSIS, aussi bien chez l'embryon, la larve, que l'adulte. Cette localisation doit être due à une répartition de substances cytoplasmiques, dès les premiers stades du développement embryonnaire.

GUYÉNOT a exposé en 1948 une théorie qu'il considère comme une image, expliquant les territoires, les duplicatures, l'interaction des territoires entre eux. De chaque côté du corps se trouveraient des « molécules droites » et des « molécules gauches ». La prédominance d'une sorte de molécules déterminerait la formation d'une patte simple si elle est suffisante, d'une duplicature si elle est insuffisante.

I d) *Les autres tissus*: musculaire, cartilagineux, osseux, les vaisseaux. — Les théories de FRAISSE, BARFURTH, voulant que chaque tissu du régénérat provienne d'un tissu semblable sont dépassées. BISCHLER, par exemple, a montré depuis longtemps que la formation du squelette pouvait parfaitement bien s'établir en l'absence de tissu osseux préexistant. Les auteurs actuels pensent, et je les suis, que les cellules qui participent à la formation du régénérat subissent une dédifférenciation suivie d'une différenciation secondaire, qui, dans les premiers stades, requiert la présence des fibres nerveuses (voir les expériences sur larves, de SCHOTTÉ, SCHOTTÉ et KARCZMAR).

II) *Facteurs généraux.*

Leur importance paraît surtout très grande au moment de la perte des facultés régénératrices en fonction de la métamorphose, chez les anoures. Leur action se manifeste par des modifications dans les capacités des facteurs locaux. Les capacités régénératrices ne sont pas complètement abolies, comme le montrent les résultats obtenus par ROSE, GIDGE et ROSE, SINGER, les premiers en modifiant les conditions de cicatrisation, le troisième en augmentant le stimulus nerveux.

GUYÉNOT a montré, par greffes de bourgeons de régénération de larves d'anoures sur les animaux adultes que le milieu intérieur de ces derniers, nourricier du greffon n'entravait nullement sa croissance. Il semble donc que les facteurs humoraux nécessitent un temps d'action assez grand avant d'intervenir en modifiant les facteurs locaux.

Parmi les facteurs généraux, les hormones tiennent une place de choix et leur influence a été montrée par les expériences de RICHARDSON, SCHOTTÉ, HALL et SCHOTTÉ, au moyen de thyroïdectomies, d'hypophysectomies plus ou moins retardées, d'injections d'extraits hormonaux.

Mes observations me conduisent à penser que des substances, sécrétées peut-être par le cortex surrénalien sous l'influence d'ACTH agissent sur la cicatrisation et de ce fait sur la régénération.

III) *Facteurs inducteurs.*

Ce sont les fibres nerveuses. Il est possible qu'elles agissent par l'intermédiaire de substances médiatrices. Mes essais de remplacement de l'action du nerf par de multiples substances, médiatrices chimiques, composantes du système nerveux, sont jusqu'ici restés infructueux; cela ne prouve cependant pas que l'hypothèse de départ de mes expériences soit infondée. La répartition spatiale de ces substances est peut-être particulièrement fine, liée à chaque axone dans des conditions difficilement réalisables expérimentalement. Le jeune bourgeon de régénération est en effet pénétré par un très grand nombre de fibrilles nerveuses; plusieurs cellules du blastème m'ont paru littéralement « enveloppées » par une sorte de corbeille formée de fibrilles nerveuses entrelacées. Ces observations sont d'ailleurs en accord avec celles de SINGER.

Plusieurs auteurs avaient pensé que toutes les fibres nerveuses n'avaient pas les mêmes capacités inductrices. SCHOTTÉ en particulier croyait, à la suite de ses expériences, à une action préférentielle des fibres sympathiques. SINGER, au contraire, admet que les fibres nerveuses interviennent surtout par leur nombre; il aboutit à ce résultat à la suite d'une remarquable série d'expériences. Je viens de démontrer que le sympathique périartériel est tout à fait incapable à lui seul de déclencher la formation d'un régénérat. Or, la quasi-totalité des fibres sympathiques suivent la voie périartérielle.

KIORTSIS se rallie à l'hypothèse de SINGER.

Cependant, il est encore difficile de dire si à l'intérieur des nerfs, il n'y a pas une sorte de fibre privilégiée, plus active, analogue aux fibres dites trophiques, que l'on invoque pour expliquer l'intensité des fontes musculaires dans certaines paralysies, fontes

musculaires trop rapides et importantes pour être dues simplement à la perte de fonction.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pouvons comprendre comment s'intègrent les phénomènes essentiels de la régénération, quels en sont les facteurs principaux, pourquoi chez certains animaux la modification de ces facteurs au moment de la métamorphose amène la perte du pouvoir régénérateur. Mais nous ne sommes pas encore à même de comprendre pourquoi les animaux supérieurs ne régénèrent que des tissus et non leurs organes. S'agit-il d'une différenciation cellulaire irréversible, d'une disparition d'éventuelles cellules embryonnaires latentes, d'une cicatrization fibreuse beaucoup trop intense ou mieux d'une association de quelques-unes de ces causes possibles ? Je penche pour cette dernière hypothèse. Toutefois, le champ qui reste ouvert aux chercheurs, dans ce domaine, paraît plein de promesses et je souhaite que bientôt de nouvelles expériences contribuent à résoudre ces importants problèmes biologiques.

RÉSUMÉ

PREMIÈRE PARTIE

Etude de l'action du nerf dans la régénération.

Dans le chapitre premier, l'auteur décrit l'histologie de jeunes bourgeons de régénération axiaux et sur déviation de nerf, chez *Triton cristatus*. Cette étude est menée à l'aide des colorations habituelles à l'hémalun-éosine, et de colorations argentiques. Il décrit la pénétration précoce dans l'épithélium des fibres nerveuses, observations en accord avec celles de SINGER.

Dans le deuxième chapitre, il aborde l'étude des fibres actives dans la régénération, à l'aide de déviations artérielles. Il conclut à l'impossibilité pour le sympathique périartériel de déclencher la formation d'un membre. Il décrit l'histologie des sortes de bourgeons obtenus par déviations artérielles et le comportement de l'épithélium en cette occurrence. Ce tissu montre des capacités phagocytaires qui n'avaient, à sa connaissance, pas encore été décrites chez le Triton.

Au chapitre III, il aborde la question des médiateurs chimiques des nerfs et rapporte une série d'essais infructueux pour remplacer l'action des nerfs par de tels médiateurs.

Au chapitre IV, il observe l'influence attractive exercée sur les fibres nerveuses par les membres desinnervés laissés en place chez les larves de Triton.

DEUXIÈME PARTIE

La deuxième partie est une contribution à l'étude de la notion de territoires.

Au chapitre V, l'auteur décrit la formation de pattes induites par déviation du nerf chez la larve d'*Amblystoma mexicanum*.

Le chapitre VI est consacré à l'étude du territoire patte antérieure par la méthode de déviation du nerf chez *Triton Alpestris*.

Les commentaires et conclusions générales sont suivis d'une liste des auteurs cités.

AUTEURS CITÉS

- ABELOOS, M. 1928. *Sur la régénération aux dépens des tissus régénérés*. C. R. Soc. Biol. 98: 1129.
- et LECAMP, M. 1931. *Sur la production de formations anormales et multiples dans les membres du triton par transplantations de régénérats*. C. R. Acad. Sc. 192: 639.
- ANDERSSON, O. A. 1892. *Zur Kenntnis des sympathischen Nervensystems der urodelen Amphibien*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. V, Heft 2, pp. 184-210. (Cité d'après Francis.)
- BARFURTH, C. 1891. *Zur Regeneration der Gewebe*. Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. 37. (Cité d'après Naville.)
- BETHGE, E. 1898. *Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus, mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungen losen Spelerpes fuscus*. Zeitschft. für Wiss. Zool. Bd. 1. XIII, pp. 680-707. (Cité d'après Francis.)
- BONNET, Ch. 1777. *Mémoire sur la reproduction des membres de la Salamandre aquatique. Observations sur la physique, etc...* Rozier, t. 10.

- BOVET, D. 1930. *Les territoires de régénération. Leurs propriétés étudiées par la méthode de déviation des nerfs*. Rev. suisse Zool., 37: 83-145.
- BUTLER, E. G. 1933. 1) *The effects of X-irradiation on the regeneration of the forelimb of Amblystoma larval*. J. Exp. Zool. 65: 271-315.
- 1935. 2) *Studies on limb regeneration in X-rayed Amblystoma larvae*. Anat. Rec. 62: 295.
- & O'BRIEN, J. P. 1942. *Effects of localized x-radiation on regeneration of the urodele limb*. Anat. Rec. 84: 407-413.
- & PUCKETT, W. O. 1940. *Studies on cellular interaction during limb regeneration in Amblystoma*. J. exp. Zool. 84: 223-238.
- and SCHOTTE, O. E. 1941. *Histological alterations in denervated non-regenerating limbs of urodele larvae*. J. exp. Zool. pp. 307-341.
- EFIMOV, M. I. 1944. *What are the parts of the regeneration territory of a fore extremity necessary for its restitution?* C. R. (Doklady) Acad. Sci. U.R.S.S. 42: 135-137. (Cité par Singer, 1952.)
- FRAISSE. 1885. *Die Regeneration der Gewebe und Organen bei der Wirbeltieren, bes. Amphibien und Reptilien*. Kassel, Berlin. (Cité d'après Naville.)
- FRANCIS E. T. 1934. *The anatomy of the Salamander*, Oxford, At the Clarendon Press.
- FRITSCH C. 1911. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskelets der Amphidien*. Zool. Jb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 30, 376.
- GIDGE N. M. and ROSE S. M. 1944. *The role of larval skin in promoting limb regeneration in adult anura*. J. Exp. Zool., 97, 71-93.
- GODLEWSKI, E. 1904. *Der Einfluss des Zentralnervensystems auf die Regeneration bei Tritonen*. C. R. Cong. Intern. Zool., Berne.
- 1940. *Versuche über den Einfluss des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche*. Bull. Acac. Cracovie. 10: 492-505.
- 1928. *Untersuchungen über Auslösung und Hemmung der Regeneration beim Axolotl*. Arch. f. Entw. Mech. 114: 108-143.
- GUYÉNOT, E. 1927. *Le problème morphogénétique dans la régénération des urodèles: détermination et potentialités des régénérats*. Rev. suisse Zool. 34: 127-154.
- DINICHERT-FAVARGER, J. and GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. Rev. suisse Zool. 55, suppl. 2, 1-120.
- and SCHOTTE, O. E. 1923. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat*. C. R. Soc. Biol., Paris 89: 491.

- GUYÉNOT, E. and SCHOTTE, O. E. 1926. *Le rôle du système nerveux dans l'édification des régénérats de pattes chez les Urodèles*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 48: 32-36.
- et SCHOTTE, O.-E. 1926. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux*. C. R. soc. biol. Paris. 94: 1050-1052.
- et PONSE, K. 1930. *Territoires de régénération et transplantations*. Bill. biol. Fr.-Belg. 64: 251.
- et MATTHEY, R. 1928. *Les processus régénératifs dans la patte postérieure du Léopard*. Arch. Entw. Mech. 113: 520.
- KIORTSIS et JEANNERET. 1952. *Territoires de régénération et déviation des nerfs chez la larve de t. cristatus*. C. R. soc. Biol. T. CXLVI, p. 1657.
- HALL, A. B. et SCHOTTE, O. E. 1951. *Effects of hypophysectomies upon the initiation of regenerative processes in the limb of triturus viridescens*. J. of Exp. Zool. 118: 363.
- HEATH, H. D. 1953. *Regeneration and growth of chimaeric amphibian limbs*. J. Exp. Zool. 122: 339.
- HELLMICH, W. 1930. *Untersuchungen über Herkunft und Determination des regenerativen Materials bei Amphibien*. Arch. Entw. Mech. Org. 121: 135-203.
- HOCHSTETTER, F. 1888. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische*. Morphol. Jahrb. Bd. XIII: 119-172. (Citée d'après Francis.)
- HOFFMANN, C. K. 1873. « *Amphibia* » in *Bromis Klassen und Ordnungen des Thierreichs*. Bd. VI, Abt. II, 8 (Leipzig u. Heidelberg). (Citée d'après Francis.)
- 1902. *Zur Entwicklungsgeschichte des Sympatheticus II. Die Entwicklungsgeschichte des Sympatheticus bei den Urodelen*. Verh. kon. Akad. Wet. 3: 107 (Amsterdam D VIII). (Citée d'après Francis.)
- ISHIKAWA, S. 1927. *Über die Phagozytose der Epithelien insbesondere der menschlichen*. Dermatol. Univ. Klin. Tokyo. Acta dermatol. Bd. 9, Heft 6, pp. 541-549.
- JAQUET, M. 1900. *Anatomie comparée du système nerveux sympathique cervical dans la série des vertébrés*. (Citée d'après Francis.)
- JEFIMOFF, M. I. 1933. *Die Rolle der Haut im Prozess der Regeneration eines Organs beim Axolotl*. Z. Biol. (Russ.). 2. (Compte rendu par Polezajew et Faworina, 1935.)
- JUGE, J. 1940. *Les potentialités morphogénétiques des segments du membre dans la régénération du triton (autopode)*. Rev. suisse Zool. 47: 65-133.
- KIORTSIS, V. 1951. *Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte*. Rev. suisse Zool. 58: 553-570.

- KIORTSIS, V. 1953. *Potentialités du territoire patte chez le Triton*. Rev. suisse Zool. 60: 301-409.
- LOCATELLI, P. 1924. *L'influenza del sistema nervoso sui processi di rigenerazione*. Arch. Sci. Biol. 5: 362-378.
- 1925. *Nuovi esperimenti sulla funzione del sistema nervoso sulla rigenerazione*. Arch. Schi. biol. 7: 301-311.
- 1929. *Der Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration*. Arch. Entw. Mech. Org. 114: 686-770.
- MANNER, H. W. 1953. *The origin of the blastema and of new tissues in regenerating forelimbs of adult tritums viridescens*. J. Exp. Zool. 122: 229.
- METTETAL, C. 1939. *La régénération des membres chez la Salamandre et le Triton*. Histologie et détermination. Arch. Anat. Histol. Embryol. 28: 1-214.
- NAVILLE, A. 1922. *Histogenèse et régénération du muscle chez les Anoures*. Archives de Biol. 32.
- 1925. *Recherches sur l'histogenèse et la régénération chez les batraciens anoures*. Arch. de Biol. 34: 235.
- ORECHOWITSCH, W. N. and BROMLEY, N. W. 1934. *Die histolysierenden Eigenschaften des Regenerationsblastems*. Biol. Zbl. 54: 524-535.
- POLEZAJEW, L. W. 1934. *Ueber die Determination des Regenerats*. C. R. (Doklady) Acad. Sci-URSS. 4: 465.
- 1936. *Die Rolle des Epithels bei der Regeneration und in der normalen Ontogenese der Extremitäten bei Amphibien*. Zool. Zh. 15: 291.
- and FAWORINA, V. 1935. *Ueber die Determination des Regenerats*. C. R. (Doklady) Acad. Sci-URSS. 4: 468-472.
- and FAWORINA, W. N. 1935. *Ueber die Rolle des Epithels in den anfänglichen Entwicklungsstadien einer Regenerationsanlage der Extremität beim Axolotl*. Arch. Entwmech. Org. 133: 701-727.
- PUCKETT, W. O. 1934. 1) *The effects of X-Radiation on limb development in Amblystoma*. Anat. Rec. 58: 32.
- 1936. 2) *The effects of X-Radiation on limb development and regeneration in Amblystoma*. J. Morphol. 59: 173.
- RICHARDSON, D. 1940. 1) *Thyroid and pituitary hormones in relation to regeneration*. J. Exp. Zool. 83: 407.
- 1945. 2) *Thyroid and pituitary hormones in relation to regeneration*. J. Exp. Zool. 100: 417.
- ROSE, S. M. 1942. *A method for inducing limb regeneration in adult Anura*. Proc. Soc. exp. Biol. Med., 49: 408-410.
1944. *Methods of initiating limb regeneration in adult Anura*. J. Exp. Zool. 95: 149-170.
1944. *Causes for loss of regenerative power in adult anura*. Anat. Rec. 89: 6.

- ROSE, S. M. 1945. *The effect of NaCl in stimulating regeneration of limbs of frogs*. J. Morph. 77: 119-139.
- 1947. *Limb regeneration in frogs stimulated by heat shock*. Anat. Rec. 99: 653.
- 1948. *The role of nerves in amphibian limb regeneration*. Ann. N. Y. Acad. Sci. 49: 818-833.
- 1948. *Epidermal dedifferentiation during blastema formation in regenerating limbs of Triturus viridescens*. J. Exp. Zool., 108: 337-361.
- RUSCONI, M. 1817. *Descrizione anatomica degli organi della circolazione delle larve delle Salamandre acquatiche*. Pavia. (Cité d'après Francis.)
- SCHOTTE, O. E. 1922. *Influence des nerfs sur la régénération des pattes antérieures de Tritons adultes*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 39: 67-70.
- 1922. *La régénération est-elle liée à l'innervation motrice ou à l'innervation sensible ?* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 39: 134-137.
- 1922. *A quel moment les pattes de Tritons récupèrent-elles leur pouvoir régénératoire après section de leurs nerfs ?* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 39: 85-89.
- 1923. *Le grand sympathique — élément essentiel de l'influence du système nerveux sur la régénération des pattes de Triton*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 39: 137-139.
- 1923. *Influence de la section tardive des nerfs sur les pattes de Tritons en régénération*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 40: 86-89.
- 1923. *Influence du système nerveux sur la régénération des membres des larves de Batraciens urodèles*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 40: 100-104.
- 1923. *La suppression partielle de l'innervation et la régénération des pattes chez les Tritons*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève. 40: 160-164.
- 1926. *Système nerveux et régénération chez le Triton*. Rev. suisse Zool. 33: 1-211.
- 1926. *La régénération de la queue d'urodèle est liée à l'intégrité du territoire caudal*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat., Genève. 43: 126-128.
- 1926. *Le grand sympathique est le seul facteur nerveux dans la régénération des membres de Tritons*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat., Genève. 41: 45-52.
- 1926. *Nouvelles preuves physiologiques de l'action du système nerveux sympathique dans la régénération*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat., Genève. 43: 140-143.
- 1940. *The origin and morphogenetic potencies of regenerates*. Growth (supplement) 1940: 59-76.

- SCHOTTE O. E. and BUTLER, E. G. 1941. *Morphological changes in amputated nerveless limbs of urodele larvae*. Science. 93: 439.
- and BUTLER, E. G. 1941. *Morphological effects of denervation and amputation of limbs in urodele larvae*. J. exp. Zool. 87: 279-322.
- and BUTLER, E. G. 1944. *Phases in regeneration of the urodele limb and their dependance upon the nervous system*. J. exp. Zool. 97: 95-121.
- and HARLAND, M. 1943. *Effects of denervation and amputation of hind limbs in anuran tadpoles*. J. exp. Zool. 93: 453-493.
- and HARLAND, M. 1943. *Amputation level and regeneration in limbs of late Rana clamitans tadpoles*. J. Morph. 73: 329-363.
- and HALL, A. E. 1952. *Effects of hypophysectomy upon phases of regeneration in progress (Triturus viridescens)*. J. of Exp. Zool. 121: 521.
- and KARCZMAR, A. G. 1944. *Limb parameters and regresion rates in denervated amputated limbs of urodele larvae*. J. exp. Zool. 97: 43-73.
- SINGER, M. 1942. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. I. The role of the sympathetics*. J. Exp. Zool. 90: 377-399.
- 1942. *The sympathetics of the brachial region of the urodele, Triturus*. J. comp. Neurol. 76: 119-143.
- 1943. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. II. The role of the sensory supply*. J. exp. Zool. 92: 297-315.
- 1945. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. III. The role of the motor supply, including a note on the anatomy of the brachial spinal nerve roots*. J. exp. Zool. 98: 1-21.
- 1946. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. IV. The stimulating action of a regenerated motor supply*. J. exp. Zool. 101: 221-239.
- 1946. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. V. The influence of number of nerve fibers, including a quantitative study of limb innervation*. J. exp. Zool. 101: 299-337.
- 1947. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. VI. A further study of the importance of nerve number, including quantitative measurements of limb innervation*. J. exp. Zool. 104: 223-250.
- 1947. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. VII. The relation between number of nerve fibers and surface area of amputation*. J. exp. Zool. 104: 251-265.

- SINGER, M. 1949. *The invasion of the epidermis of the regenerating forelimb of the urodele, Triturus, by nerve fibers.* J. exp. Zool. 11: 189-210.
- 1950. *Induction of regeneration of the limb of the adult frog by augmentation of the nerve supply.* Anat. Rec. 108: 518.
- and EGLOFF, F. R. 1949. *The nervous system and regeneration of the forelimb of adult Triturus. VIII. The effect of limited nerve quantities on regeneration.* J. exp. Zool. 111: 295-314.
- SPALLANZANI, L. 1768. *Prodomo dium opera sopra la riproduzioni animali.* Modena.
- STONE, L. S. et STEINITZ, H. 1953. *Effects of hypophysectomy and thyroïdectomy on lens and retina regeneration in the adult Newt, Triton a. viridescens.* J. of Exp. Zool. 124: 469.
- SZEPSENWOL, J. 1937. *Le trajet anormal des nerfs sous l'influence des membres en position hétérotopique chez les larves d'amphibiens urodèles.* Rev. suisse Zool. 44: n° 5.
- 1939. *Précocité et mécanisme de l'influence attractive qu'exercent les membres hétérotopiques sur les nerfs chez les larves d'amphibiens.* Rev. suisse Zool. 46: n° 1.
- TABAN, C. 1949. *Les fibres nerveuses et l'épithélium dans l'édification des régénérats de pattes (in situ ou induites) chez le Triton.* Arch. Sci. 2: 553-561.
- TAUBE, E. 1921. *Regeneration mit Beteiligung ortsfremder Haut bei Tritonen.* Arch. Entwmech. Org. 49: 269-315.
- THORNTON, C. S. 1942. *Studies on the origin of the regeneration blastema in Triturus viridescens.* J. exp. Zool. 89: 375-389.
- and SHIELDS, T. W. 1945. *Five cases of atypical regeneration in the adult frog.* Copeia, 1945. 1: 40-42.
- 1951. *Beryllium inhibition of regeneration. III. Histological effects of beryllium on the amputated fore limbs of Amblystoma larvae.* J. of Exp. Zool. 118: 467.
- TODD, J. T. 1823. *On the process of reproduction of the members of the aquatic salamander.* Quart. J. Sci., Lit., Art. 16: 84-96.
- VALETTE, M. 1929. *Régénération du museau et territoires de régénération chez les urodèles.* Bull. biol. 63: 95.
- WEISS, P. 1922. *Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremität vom Nervensystem.* Mitt. 82 Versuchsanst. Akad. Wiss. Wien, Anz. 82: 22-23.
- 1925. *Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremitäten von Nervensystem. (Der Begriff des « Gestaltunstonus ».)* Arch. Entwmech. Org. 104: 317-358.
- WOLF, G. 1910. *Regeneration und Nervensystem.* Festschrift für Hertwig. Vol. 3: Experimentelle Arbeiten, pp. 67-80. Jena. Fischer.

ZUCKERKANDL, E. 1894-95. *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes, des Unterschenkels und Fusses (Salamandra)*. Tl. II, Anat. Hefte I, Bd. V, pp. 157-291. (Cité d'après Francis.)

Les Trématodes de Chiroptères

de la collection Villy AELLEN

Etude suivie d'une revision du sous-genre

Prosthodendrium Dollfus 1937 (*Lecithodendriinae* Lühe)

par

Georges DUBOIS

Avec 10 figures.

Les matériaux de la collection AELLEN ¹ (dont les numéros sont indiqués entre parenthèses après les localités) ont été récoltés essentiellement dans le Jura suisse, quelques-uns en Valais et dans le Jura français ou à l'étranger. La liste des grottes visitées figure ci-après (d'après V. AELLEN, 1949, p. 27-30; carte, p. 31).

Nous avons identifié cinq espèces de Trématodes, dont trois appartiennent à la famille des *Lecithodendriidae* Odhner 1910. L'intérêt de ce travail porte sur celles-ci, car c'est au sujet de deux d'entre elles, *Lecithodendrium linstowi* Dollfus et *Prosthodendrium ascidia* (Van Beneden), que Robert-Ph. DOLLFUS (1937) a publié une documentation complète et précieuse sur leur véritable identité. Son commentaire a mis fin aux confusions commises par divers auteurs durant un demi-siècle. Sur la base de cette étude historique et avec le bénéfice que nous accorde l'utilisation d'une abondante collection, nous avons jugé utile d'établir des diagnoses des espèces en question, auxquelles s'ajoute *Prosthodendrium chilostomum* (Mehlis).

Cette mise au point de nos connaissances sur les espèces classiques nous a engagé à entreprendre une revision du sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1937, dont plusieurs formes décrites ne

¹ Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

méritaient pas le statut d'espèce. En élaguant ainsi, nous en réduisons les représentants à 19, qu'une clé de détermination permettra d'identifier.

Nous remercions le Dr Villy AELLEN de nous avoir remis le soin d'étudier cette faune obscure, et notre ami, M. le professeur Jean-G. BAER, d'avoir ajouté quelques sources de lumière à notre documentation par le prêt de divers ouvrages.

Nous sommes obligé au Dr H.-D. SRIVASTAVA, chef de la Division de Parasitologie à l'« Indian Veterinary Research Institute » d'Izatnagar, U.P., de nous avoir gratifié du prêt de matériaux originaux recueillis et identifiés par G.-D. BHALERAU.

LIEUX DE TROUVAILLES

Châtillon/Saint-Hippolyte. — Alt. env. 800 m., petit village situé à 4 km. W. de Saint-Hippolyte (département du Doubs), avec château et grottes dans les environs immédiats.

Grotte Bleue. — Alt. 1210 m., chaîne de l'Echelette, 2 km. S. de Renan (val de Saint-Imier).

Grotte du Chemin de fer. — Alt. 605 m., gorges de l'Areuse (Jura neuchâtelois).

Grotte de l'Echelette. — Alt. 1220 m., 2 km. S. de Renan (val de Saint-Imier).

Grotte de la Faille. — Alt. 700 m., combe de Biaufond (Jura neuchâtelois).

Grotte du Lierre. — Alt. 650 m., côtes du Doubs, 600 m. N. des Brenetets (Jura neuchâtelois).

Grotte de Moron. — Alt. 695 m., bord du Doubs (Jura neuchâtelois).

Grotte de Pertuis. — Alt. 1070 m., 3,5 km. N. de Saint-Martin (Jura neuchâtelois).

Grotte du Poteux. — Alt. 640 m., à quelques centaines de mètres au N.W. de Saillon, entre Saxon et Riddes (Valais).

Grotte de Ver. — Alt. 540 m., gorges de l'Areuse (Jura neuchâtelois).

Grotte de Vers-Chez-le-Brandt. — Alt. 1162 m., 4 km. N. des Verrières (Jura neuchâtelois).

Grotte de Vallorbe. — Alt. 860 m., 3,25 km. W.S.W. de Vallorbe (Grotte aux Fées).

Tunnel des gorges de l'Areuse. — Alt. 470 m., entre les usines des Clées et du Chanet (Jura neuchâtelois).

Familia PLAGIORCHIIDAE Lühe 1901, emend. Ward 1917.

[Syn. *Lepodermatidae* Looss 1901.]

Subfamilia PLAGIORCHIINAE Lühe 1901, emend. Pratt 1902.

Plagiorchis vespertilionis (Müller 1784) Braun 1900.

[Syn. *Fasciola vespertilionis* Müller 1784;

Distoma vespertilionis Zeder 1803; *Distoma lima* Rudolphi 1809.]

Longueur: jusqu'à 5,6 mm., généralement 2 à 4 mm. (d'après MÖDLINGER 1930: 2 à 2,6 mm.; CABALLERO 1940: 2,6 à 2,7 mm.). On trouve des exemplaires ovigères n'ayant que 0,8 à 1 mm.¹

Largeur: 0,3 à 0,9 mm. (d'après MÖDLINGER: 0,37 à 0,58 mm.; CABALLERO: 0,52 à 0,56 mm.).

Ceufs: 32-40/16-20 μ ; moyenne: 36,3/18 μ (d'après MÖDLINGER: 37/18,5 μ ; CABALLERO: 37-39/20 μ ; LUKASIAK: 36-38/19 μ .)

Glandes vitellogènes s'avancant jusqu'au niveau du bord postérieur ou du centre de la ventouse ventrale.

Sur plusieurs exemplaires un metraterm est nettement distinct. (Cet organe n'est pas mentionné dans la description de BRAUN. Il a été observé et mesuré par CABALLERO².)

Cette espèce est des plus fréquentes. V. AELLEN (1949) la citait dans sa liste d'endoparasites. Elle provient des hôtes et des lieux suivants:

Rhinolophus hipposideros hipposideros (Bechstein).

Grotte de Ver, 20.5.1943 (cf. AELLEN 1949, J.-G. BAER leg.); -11.1948 (n° 46).

Grotte de Moron, 21.4.1948 (n° 1).

Grotte de Vers-Chez-le-Brandt, 24.2.1949 (n° 224).

Rhinolophus ferrumequinum ferrumequinum (Schreber).

Châtillon/Saint-Hippolyte (France), -5.1948 (n° 20, M. STUDER leg.); 30.11.1949 (n° 280).

¹ M^{lle} M.-M. HENRIOD, qui a fait, en 1953, une « Étude biométrique d'une population de Trématodes de Chauves-Souris » (non publiée), basée sur l'examen d'une partie des matériaux de la collection V. AELLEN (240 exemplaires de *Plagiorchis vespertilionis*), constate l'ampleur des variations morphologiques, mais conclut cependant à l'existence d'une seule espèce.

² M^{lle} HENRIOD l'a également observé et dessiné.

Grotte du Poteux (Valais), 3.11.1951 (n° 452).

Provenance inconnue.

Grotte St. Michel/Olevano, près Battipaglia, S. Italie, 4.4.1948 (n° 184-188).

Myotis daubentoni daubentoni (Kuhl).

Grotte Bleue, 20.1.1949 (n° 220).

Grotte de Ver, 13.4.1952 (n° 529).

Myotis mystacinus mystacinus (Kuhl).

Grotte Bleue, 20.1.1949 (n° 221).

Grotte de Vallorbe, 28.1.1950 (nos 288 et 290); 20.3.1951 (n° 407); 25.11.1951 (nos 469, 470 et 471).

Grotte de Pertuis, 2.2.1951 (nos 391 et 392).

Grotte du Lierre, 25.3.1951 (nos 414 et 415).

Myotis myotis myotis (Borkhausen) [= *Vespertilio murinus* Schreber].

Grotte de l'Echelette, 20.1.1949 (n° 219).

Myotis bechsteini (Kuhl).

Altmühlthal, Allemagne, 28.12.1950 (n° 479, W. ISSEL leg.).

Plecotus auritus auritus (Linné).

Grotte Bleue, 2.2.1951 (n° 394).

Eptesicus nilssoni nilssoni (Keyserling et Blasius).

Grotte de la Faille, 30.12.1948 (n° 175) ¹.

Grotte de l'Echelette, 2.2.1951 (n° 390).

Grotte de Vallorbe, 20.3.1951 (n° 405); 25.11.1951 (n° 473) ².

Eptesicus serotinus serotinus (Schreber).

Grotte de Ver, 29.3.1950 (n° 301); 27.4.1950 (n° 308) ³; 28.1.1951 (n° 383).

¹ Les testicules de la plupart des individus sont plus ou moins lobés. Cette déformation est probablement due à la fixation, car elle affecte aussi les caeca qui apparaissent ondulés. La limite antérieure des follicules vitellogènes dans la zone acétabulaire écarte toute possibilité d'identifier cette forme de moyenne dimension (1-2,8 mm.) avec *Plagiorchis asper* Stossich 1904, décrit d'après un seul exemplaire et dont nous mettons en doute la validité.

² Une lobulation apparente des testicules a été observée sur certains exemplaires de ce lot, où elle semble due à une rétraction inégale du tissu testiculaire (la limite circulaire ou ovale des gonades reste visible).

³ Ce lot contient de nombreux exemplaires n'excédant pas 1,75 mm., à testicules sphériques ou ovoïdes, et deux très grands individus (5,3 et 5,6 mm.), de mêmes dimensions que ceux que GEBUR a dessinés (in BRAUN 1900), dont les testicules sont plus ou moins lobés: chez l'un la gonade antérieure est presque régulièrement ovoïde (quelques légères incisions détachent le tissu testiculaire de l'enveloppe arrondie), tandis que la gonade postérieure est manifestement lobée; chez l'autre les deux gonades sont aussi découpées que des feuilles de chêne. Ces exemplaires ont l'ovaire ellipsoïde, non lobé, et l'extension de leurs glandes vitellogènes est conforme à celle de *Plagiorchis vespertilionis*.

Miniopterus schreibersi schreibersi (Kuhl).

Grotte du Chemin de Fer, 9.11.1949 (n° 275); 29.5.1951 (n° 417).

Tunnel des gorges de l'Areuse, printemps 1950 (n° 309).

Grotte de Ver, 28.1.1951 (n° 386); 23.3.1951 (n° 413).

Familia MESOTRETIDAE Poche 1926.

Mesotretes peregrinus (Braun 1900) Braun 1900.

[Syn. *Distoma peregrinum* Braun 1900.]

Longueur: 5,5 mm.; largeur: 1,15 mm.

Diamètre de la ventouse buccale: 300/340 μ ; de la ventouse ventrale: 570/595 μ ; du pharynx sphérique: 170 μ ; de l'ovaire: 350/425 μ ; des œufs: 55-63/34-37 μ (moyenne: 59/35,5 μ). Longueur des testicules: 300-370 μ . Glandes vitellogènes atteignant le bord postérieur de la ventouse ventrale.

Cette espèce n'a été trouvée que deux fois chez:

Miniopterus schreibersi schreibersi (Kuhl).

Grotte du Chemin de Fer, 29.5.1951 (n° 417).

Tunnel des gorges de l'Areuse, printemps 1950 (n° 309).

Familia LECITHODENDRIIDAE Odhner 1910,
emend. Mehra 1935.

Subfamilia LECITHODENDRIINAE Lühe 1901, emend. Looss 1902.

Lecithodendrium linstowi Dollfus 1931.

[= *ascidia* von Linstow, Looss et Lühe, nec Van Beneden;

= *lagna* Northup (1928) et Mödinger (1930, pl. XX, fig. 6),

nec Brandes¹.]

(Fig. 1.)

Longueur: 0,6 à 0,8 mm.; largeur: 0,23 à 0,45 mm.

Diamètres de la ventouse buccale: 57-73 μ ; de la ventouse ventrale: 55-84 μ ; du pharynx: 40/35 μ ; de l'ovaire: 73-105/50-85 μ ; des testicules: 80-150/65-120 μ ; des œufs: 18-19/8-10 μ ; des follicules vitellogènes: 20-50 μ . Longueur de l'œsophage (sans les sinuosités): 90-105 μ .

¹ Cf. DOLLFUS, 1937, p. 4.

Corps ovale à fusiforme ou piriforme, à cuticule inerme; ventouse ventrale située entre le tiers et la mi-longueur (35-44/100). Caeca sacciformes, courts et divergents. Testicules ovoïdes ou sub-sphériques, post-cæaux, situés symétriquement dans la zone de la ventouse ventrale. Ovaire non lobé, ovoïde, médian ou sub-médian, intertesticulaire, légèrement en arrière de la ventouse ventrale. Glandes vitellogènes post-testiculaires, équatoriales ou post-équatoriales, chacune étant composée de quelques gros follicules (8 ou 9) réunis en une petite grappe latérale. Utérus sinueux et bourré d'œufs, remplissant la moitié postérieure du corps. Vésicule excrétrice en forme de V.

Cette espèce, qui est le génotype de *Lecithodendrium* Looss¹, a été trouvée dans les hôtes et les lieux suivants:

Rhinolophus ferrumequinum ferrumequinum (Schreber).

Provenance inconnue.

Eptesicus serotinus serotinus (Schreber).

Grotte de Ver, 28.1.1951 (n° 383).

Eptesicus nilssoni nilssoni (Keyserling et Blasius).

Grotte de Vallorbe, 20.3.1951 (n° 405); 25.11.1951 (n° 473).

Miniopterus schreibersi schreibersi (Kuhl).

Grotte de Ver, 28.1.1951 (n° 386).

Prosthodendrium (Prosthodendrium) ascidia

(Van Beneden 1873) Dollfus 1931.

[*nec* von Linstow, *nec* Looss, *nec* Lühe;

= *Distoma lagena* Brandes 1888 nom. nov.;

= *Lecithodendrium laguncula* Stiles et Nolan 1931 nom. nov.

Var. *Prosthodendrium ascidia navicula* Macy 1936; syn. *P. scabrum* (Caballero 1940) Caballero 1943 et *P. paeminusum* Caballero 1943.]

(Fig. 2.)

C'est la plus petite espèce de la collection. Nous l'identifions avec *Distoma ascidia* Van Beneden, en nous fondant sur la ressemblance qu'elle présente avec les figures 15 et 17 (pl. VI) données par cet auteur et dont la première est reproduite par DOLLFUS (1937, fig. 3): les testicules, placés symétriquement, sont plus grands que la ventouse ventrale, celle-ci étant plus petite que la ventouse

¹ Cf. DOLLFUS, 1937, pp. 2, 13 et 16.

buccale et située à mi-longueur du corps; les glandes vitellogènes sont localisées très en avant. VAN BENEDEN (1873, p. 30) précise que les deux testicules « occupent la même hauteur à peu près et, pendant le repos, quand le Ver est contracté, ils sont situés à droite et à gauche de la ventouse ventrale. Ils sont symétriques... Le germigène (ovaire) consiste, comme le testicule, en une petite sphère transparente, pleine de globules, et qui est située à la hauteur à peu près de la ventouse abdominale ».

Si l'on s'en tenait à la clé de détermination proposée par R.-W. MACY (1936) pour le genre *Prosthodendrium*, on identifierait le parasite avec *P. chilostomum* (Mehlis 1831). C'est probablement parce que l'auteur américain, auquel on doit la découverte de plusieurs espèces congénériques, s'est basé sur la description de MÖDLINGER (1930, pp. 192-194, pl. XX, fig. 3). En effet, le descripteur hongrois donne les dimensions suivantes: pour le diamètre de la ventouse ventrale: 0,1295 mm.; pour celui des testicules: 0,1221 mm. Dans la figure 3, de MÖDLINGER, ces derniers sont effectivement un peu plus petits que l'acetabulum; les glandes vitellogènes sont dessinées au niveau des cæca: « Die Dotterstöcke liegen im Vorderteil des Körpers neben dem Oesophagus und den Darmschenkeln, wie dies schon VAN BENEDEN richtig erkannte » (p. 193). Il est possible que MÖDLINGER n'ait pas eu un matériel suffisant ou convenablement préparé: le seul hôte indiqué est *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber).

La description suivante est basée sur l'étude de divers matériaux mentionnés ci-après:

Longueur: 0,36 à 0,72 mm.; largeur: 0,24 à 0,60 mm. (maximum au milieu ou dans la moitié postérieure du corps).

Diamètres de la ventouse buccale: 73-115 μ (ou 94-125/68-95 μ); de la ventouse ventrale: 52-84 μ (moyenne: 64 μ); du pharynx: 30-45 μ ; de l'ovaire: 78-140/63-120 μ ; des testicules: 95-190/89-160 μ (moyenne: 132/120 μ); des œufs: 20-22/10-12 μ ; des follicules vitellogènes: 30-50 μ ; de la masse prostatique: 80-150/70-130 μ . Longueur des caeca: 95-135 μ .

Corps largement ovale ou elliptique, arrondi par contraction, à cuticule inerme; ventouse ventrale située à mi-longueur du corps (46-58/100, moyenne: 50/100). Œsophage court, généralement replié; cæca sacciformes, courts et divergents, séparant les glandes vitellogènes des testicules symétriquement disposés, ovoïdes ou

TABLEAU

	<i>Prosthodendrium naviculum</i>	
	MACY 1936	BYRD et MACY 1942
Corps	490-770/350-460	379-453/305-360
Ventouse buccale	52-78/83-116	67-76/80-88
Ventouse ventrale	53-63/55-67	54-63
Pharynx	18-24/27-33	—
Testicules	80-130/90-119	96-125/93-116
Masse prostatique	85-100	67-104/71-104
Ovaire	96-116/63-80	104-112/67-84
Œufs	19-21/12	25-34/13-18*
Cæca (longueur)	—	125

* Voir explication donnée par BYRD et MACY, 1942, p. 151.

sphériques. Ovaire non lobé, ovoïde, dorsal, médian ou submédian, intertesticulaire, post-cæcal, situé dans la zone de la ventouse ventrale ou plus ou moins en avant de celle-ci. Glandes vitellogènes prétesticulaires et précæcales, au niveau du pharynx, chacune étant composée de quelques gros follicules réunis en une grappe latérale flabelliforme. Utérus sinueux et bourré d'œufs, remplissant la moitié postérieure du corps. Masse prostatique antérieure à la ventouse ventrale. Vésicule excrétrice en forme de V.

Provenance des matériaux:

Myotis mystacinus mystacinus (Kuhl).

Grotte Bleue, 20.1.1949 (n° 221).

Grotte de Pertuis, 20.1.1949 (n° 222); 2.2.1951 (n° 391).

Grotte de Vallorbe, 28.1.1950 (nos 288 et 290); 25.11.1951 (nos 469, 470, 471 et 472).

Grotte du Lierre, 25.3.1951 (nos 414 et 415).

Tel que nous l'avons observé (c'est-à-dire avec une ventouse buccale et des testicules plus grands que la ventouse ventrale, un ovaire localisé dans la zone acétabulaire ou même plus ou moins en avant), *Prosthodendrium ascidia* (Van Beneden) s'identifie presque à *P. naviculum* Macy 1936, redécrit par BYRD et MACY en 1942. D'après la première diagnose de *P. naviculum*, la ventouse ventrale était pré-équatoriale (cf. pl. XLII, fig. 6), ce qui constituait le seul caractère différentiel. Celui-ci disparaît avec la seconde description, l'acetabulum étant en moyenne à 182 μ de l'extrémité antérieure du corps et à 180 μ de l'extrémité postérieure.

<i>P. scabrum</i> CABALLERO 1940 et 1951	<i>P. paeminosum</i> CABALLERO 1943	<i>P. ascidia</i> DUBOIS
360-630/200-360 53-74/70-82 49-65 22-29/20-37 94-102/90-115 ? 65/78 18-21/10-15 123	680/470 108/116 72 23/26 136-140/112-120 180/120 168/64 17-18/12 160	360-720/240-600 73-115 (94-125/68-95) 52-84 30-45 95-190/89-160 80-150/70-130 78-140/63-120 20-22/10-12 95-135

tes les dimensions sont en μ .

Aucun indice suffisant ne permet de distinguer *Prosthodendrium scabrum* (Caballero 1940) Caballero 1943 et *P. paeminosum*¹ Caballero 1943 de *P. naviculum*, ainsi que le prouve le tableau I. Dans les trois formes les testicules sont paracétabulaires.

Nous considérons donc *Prosthodendrium naviculum* Macy comme une variété nord-américaine de *P. ascidia* (Van Beneden), avec *P. scabrum* et *P. paeminosum* Caballero comme synonymes.

Prosthodendrium (Prosthodendrium) chilostomum
(Mehlis 1831) Dollfus 1931.

[Syn. *Distoma ascidioides* Van Beneden 1873;
Lecithodendrium cordiforme laxmii Bhalerao 1926a;
Prosthodendrium piriforme Yamaguti 1939.]

(Fig. 3, 4 et 5.)

La description de MÖDLINGER (1930) se rapporte à de grands exemplaires (1,30-1,67/0,50-0,66 mm.), dont les œufs mesurent 28/15 μ . Celle de BHALERAO (1926 a), qui n'a aucun rapport avec la diagnose du « *Lecithodendrium cordiforme* » de BRAUN (1900), est aussi basée sur l'examen de grands spécimens (1,05-1,85/0,80-0,88 mm.) ayant des œufs de 31-33/13-16 μ (d'après nos mesures)².

¹ Sur le dessin et la microphotographie de *P. paeminosum* (CABALLERO 1943, fig. 1 et 2), l'ovaire apparaît déplacé et déformé.

² BHALERAO a donné les dimensions (exagérées) des œufs pour celles de l'ovaire !

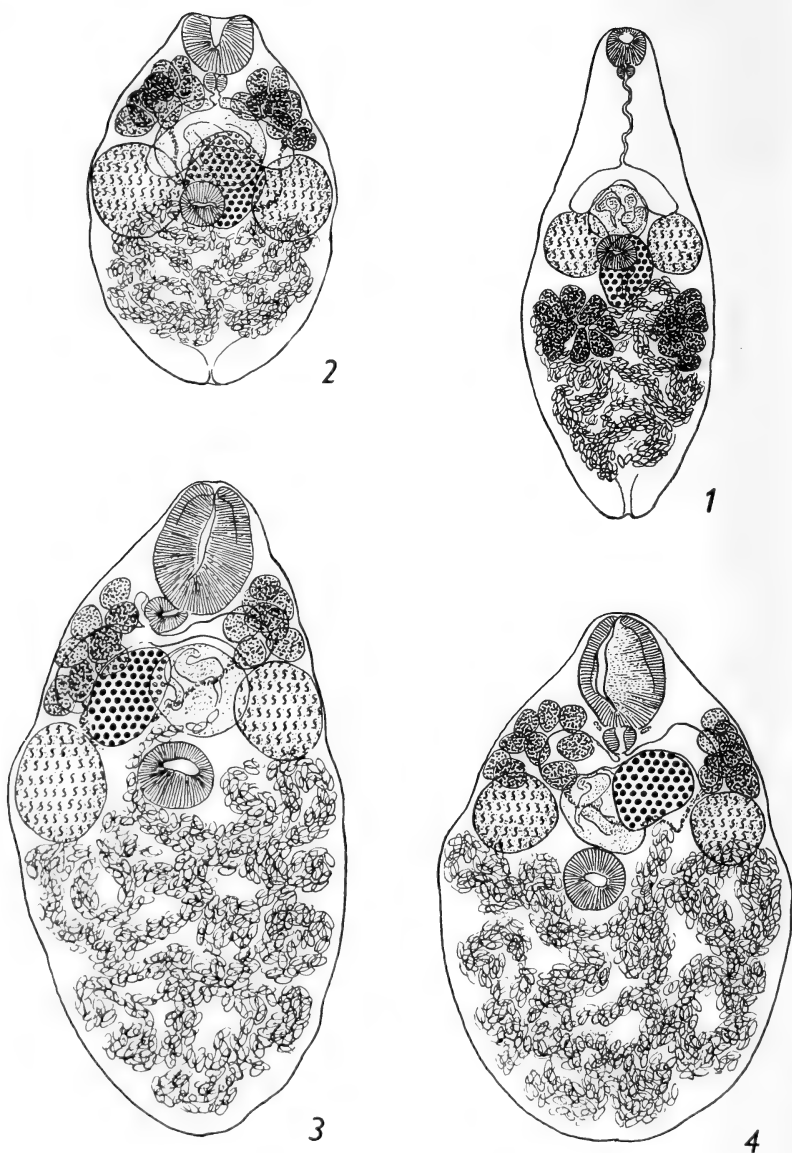


FIG. 1—4.

FIG. 1. *Lecithodendrium linstowi* Dollfus, de *Eptesicus nilssoni* (Keyserling et Blasius) [n° 405]. Vue ventrale. Longueur: 0,72 mm.

FIG. 2. *Prosthodendrium ascidia* (Van Beneden), de *Myotis mystacinus* (Kuhl) [n° 415]. Vue ventrale. Longueur: 0,58 mm.

FIG. 3. *Prosthodendrium chilostomum* (Mehlis), de *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein) [n° 224]. Vue ventrale. Longueur: 0,86 mm.

FIG. 4. *Prosthodendrium chilostomum* (Mehlis), de *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein) [n° 224]. Vue ventrale (situs inversus). Longueur: 0,75 mm.

(Les 4 figures sont à la même échelle)

La forme et la grosseur de la ventouse buccale, à longue ouverture ventrale longitudinale, ne laisse aucun doute sur ces identifications.

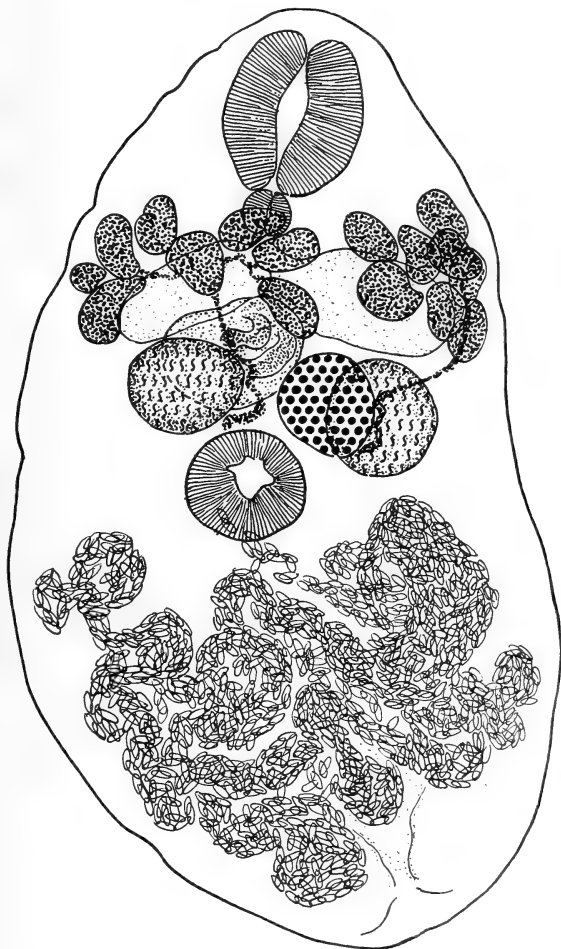


FIG. 5.

« *Lecithodendrium cordiforme laxmii* » Bhalerao 1926 [= *Prosthodendrium chilostomum* (Mehlis)], de l'intestin de *Tadarida plicata* (Buch.) [Collection G. D. BHALERAO].

Vue dorsale. Longueur: 1,34 mm.

La diagnose de LÜHE (1909) indique des dimensions déjà plus réduites (0,9-1,5/0,7 mm.), sauf pour les œufs (31-33/13-15 μ). Les exemplaires de la collection AELLEN, constituant un seul lot, sont

TABLEAU

	« <i>L. cordiforme laxmii</i> »
	BHALERAO/DUBOIS
Longueur du corps	1050-1850
Largeur du corps	770-880
Ventouse buccale	230-260/180-200
Situation de son bord postérieur	20/100
Ventouse ventrale	165-180
Situation de son centre	50/100
Pharynx	63/68
Ovaire	160/135
Testicules	170-250/145-200
Leur situation	42/100
Masse prostatique	200/160
Nombre de follicules vitellogènes par grappe latérale	8 à 9
Œufs	31-33/13-16
Hôtes	<i>Tadarida plicata</i>

Toutes les dimensions sont en μ .

plus petits, de même que ceux dont YAMAGUTI (1939) releva les caractères de variété.

Longueur: 0,66 à 0,89 mm.; largeur: 0,42 à 0,52 mm. (maximum au milieu ou dans la moitié postérieure du corps).

Diamètres de la ventouse buccale: 160-183/110-146 μ ; de la ventouse ventrale: 85-96/94-105 μ (moyenne: 91/99 μ); du pharynx: 40-50/45-57 μ ; de l'ovaire: 110-150/90-115 μ ; des testicules: 115-160/90-130 μ (moyenne: 132/115 μ); des œufs: 25-29/13-15 μ ; des follicules vitellogènes: 35-60 μ ; de la masse prostatique: 130-157/100-110 μ . Longueur des cæca: 150-170 μ ; largeur: 45-70 μ .

Corps ovale, à cuticule spinescente seulement dans la zone de la ventouse buccale, où l'on distingue de très petites épines diminuant de grandeur d'avant en arrière. Ventouse buccale ovale à elliptique, relativement grande, atteignant le cinquième ou presque le quart de la longueur du corps (bord postérieur aux 22-24/100), à longue ouverture ventrale longitudinale; pharynx globuleux; ventouse ventrale située à mi-longueur du corps (47-51/100, moyenne: 49/100)¹. Œsophage court, souvent invisible parce

¹ LÜHE (1909) indique le même emplacement.

<i>Prosthodendrium chilostomum</i>			<i>P. piriforme</i>
LÜHE	MÖDLINGER	DUBOIS	YAMAGUTI
900-1500	1305-1677	660-890	500-750
700	501-663	420-520	270-460
250	377/337	160-183/110-146	150-200/120-180
—	14/100 (?)	22-24/100	27/100
160	315	85-96/94-105	84-100
au milieu	env. 40/100	47-51/100	« just postequatorial »
—	33/?	40-50/45-57	60/100
—	263/152	110-150/90-115	36-45/39-45
—	370/270	115-160/90-130	63-110/54-105
—	30-33/100	moyenne: 42/100	78-100/66-90
—	—	140-157/110	à mi-longueur du corps
—	—	8 à 9	84-114/75-100
31-33/13-15	28/15	25-29/13-15	7 à 8
<i>Myotis daubentoni</i>	<i>Rh. ferrumequinum</i>	<i>Rh. hipposideros</i>	<i>Rh. ferrumequinum nippon</i>
<i>Myotis mystacinus</i>	<i>Myotis myotis</i>		

que replié; cæca sacciformes, courts et divergents. Testicules ellipsoïdes ou sphériques, symétriquement disposés, légèrement pré-équatoriaux (aux 32-52/100 de la longueur du corps, moyenne: 42/100), donc un peu en avant de la ventouse ventrale. Ovaire non lobé, ellipsoïde, à peine plus petit que les testicules, nettement antérieur à la zone acétabulaire, localisé à droite (rarement à gauche) de la ligne médiane, au niveau de la masse prostatique. Glandes vitellogènes prétesticulaires, immédiatement au-devant des testicules, chacune étant composée de quelques follicules (8 ou 9) réunis en grappe latérale qui atteint la zone de la ventouse buccale ou y pénètre quand le corps se contracte. Utérus sinueux et bourré d'œufs, remplissant la moitié postérieure du corps. Masse prostatique entre la bifurcation intestinale et la ventouse ventrale. Vésicule excrétrice en forme de V.

Provenance du matériel:

Rhinolophus hipposideros hipposideros (Bechstein).

Grotte de Vers-Chez-le-Brandt, 24.2.1949 (n° 224).

La forme que BHALERAO (1926 a) décrivit en sept lignes sous le nom de « *Lecithodendrium cordiforme laxmii* n. var. » (fig. 5), comme parasite de *Tadarida (Chaerephon) plicata* (Buchanan)

[= *Nyctinomus plicatus*], répond en tout point à la description précédente, dont les dimensions seraient à multiplier par un coefficient compris entre 1,5 et 1,9. Les mesures données par l'auteur hindou ¹ (et complétées par nous dans le tableau II) correspondent à celles que MÖDLINGER prit sur des exemplaires de provenance hongroise.

Par contre, la forme que YAMAGUTI (1939, p. 138-140, fig. 5) a décrite sous le nom de *Prosthodendrium piriforme* (de *Rhinolophus ferrumequinum nippon* Temm.) se distinguerait de *P. chilostomum* par la situation un peu plus reculée de tout le complexe formé par les glandes sexuelles et l'acetabulum (celui-ci aux 60/100 de la longueur du corps, d'après la figure 5), dont la disposition des parties reste cependant identique. Nous ne pensons pas que ce faible déplacement de zone puisse constituer un caractère différentiel spécifique. En effet, si l'on considère les données relatives aux deux espèces, telles qu'elles sont consignées dans le tableau II, on constatera que le déplacement vers l'avant de ce complexe d'organes serait fonction de la longueur du Ver, de sa maturité sexuelle attestée par l'accroissement de l'utérus et l'augmentation relative du diamètre des testicules. Ceci explique que, d'après von LINSTOW (1885: description de *Distomum ascidioides*), les glandes vitellogènes remontent jusqu'au tiers postérieur de la ventouse buccale (ce que nous constatons également), tandis que chez *P. piriforme* elles ne pénètrent pas dans la zone de cet organe.

Ainsi, il ne nous paraît pas y avoir de raison de maintenir l'espèce japonaise à côté de celle de MEHLIS ², ni même de la considérer comme une variété géographique.

Un parasite de *Pipistrellus subflavus* (F. Cuvier) ³ a été décrit aux États-Unis sous le nom de *Prosthodendrium oligolecithum* par MANTER et DEBUS (1945). Le nombre réduit de follicules vitellogènes (7 à 9 par grappe latérale) et la forme de la ventouse buccale

¹ Corps 1,05-1,85/0,80-0,88 mm. Ventouse buccale 260/200 μ ; ventouse ventrale 180 μ . Testicules 250/200 μ , ovoïdes à ronds et symétriquement disposés; ovaire piriforme à ovale.

² YAMAGUTI n'a consulté ni la brève diagnose de LÜHE (1909), ni la description de MÖDLINGER (1930) dans lesquelles il est fait mention de la forme très caractéristique de la ventouse buccale de *P. chilostomum*, forme qu'on retrouve identique chez *P. piriforme*.

³ L'identification originale de l'hôte est erronée: il ne s'agit pas de *Myotis californicus* (Audubon et Bachman) [Communication épistolaire du 6 octobre 1954 reçue de H.-W. MANTER.]

à fente longitudinale l'apparentent à *P. chilostomum*, mais la position très avancée de l'ovaire (antérieur à la masse prostatique et empiétant la zone de cette ventouse) l'en distingue assez pour que le statut d'espèce soit validé.

*Tableau de répartition géographique
des espèces trouvées en Suisse et dans le Jura français.*

Espèces parasites	Châtillon/St. Hippolyte	Grotte Bleue	Grotte du Chemin de Fer	Grotte de l'Echelette	Grotte de la Faille	Grotte du Lierre	Grotte de Moron	Grotte de Pertuis	Grotte du Poteux (Valais)	Grotte de Ver	Grotte de Vers-Chez-le-Brandt	Grotte de Vallorbe	Tunnel des gorges de l'Areuse	Totaux des cas d'infestation
<i>Plagiorchis vespertilionis</i> . .	2	3	2	2	1	2	1	2	1	8	1	8	1	34
<i>Mesotretes peregrinus</i> . . .	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
<i>Lecithodendrium linstowi</i> . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	4
<i>Prosthodendrium ascidia</i> . .	—	1	—	—	—	2	—	2	—	—	—	6	—	11
<i>Prosthodendrium chilostomum</i> .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1

Les chiffres indiquent le nombre des cas d'infestation.

Cas de double infestation.

Plagiorchis vespertilionis + *Prosthodendrium ascidia*:
No. 221, 288, 290, 414, 415, 469, 470, 471.

Plagiorchis vespertilionis + *Prosthodendrium chilostomum*:
No 224.

Plagiorchis vespertilionis + *Lecithodendrium linstowi*:
No 383, 386, 405, 473.

Plagiorchis vespertilionis + *Mesotretes peregrinus*:
No 309, 417.

REVISION DU SOUS-GENRE *PROSTHODENDRIUM* DOLLFUS

En 1931, R.-Ph. DOLLFUS proposait le nom générique *Prosthodendrium* pour les Distomes de Chiroptères à glandes vitellogènes prétesticulaires, appartenant à la sous-famille des *Lecithoden-*

driinae Lühe 1901. Outre ce caractère, le genre est défini par l'absence de poche du cirre et la présence d'une masse prostatique incluant la vésicule séminale, avec pore sexuel préacétabulaire, par la situation des testicules devant les anses utérines et par le fait que la cuticule est pratiquement inerme.

En 1937, DOLLFUS réunissait dans un premier sous-genre *Prosthodendrium* les espèces à ovaire non lobé, attribuant celles dont cet organe est fortement lobé et toujours préacétabulaire à un second sous-genre *Paralecithodendrium* Odhner 1910.

Selon son inventaire (pp. 12 et 14), le sous-genre *Prosthodendrium* comprenait quinze espèces, dont une incertaine: *dinanatum* Bhalerao 1926 (type), *chilostomum* Mehlis 1831 (= *ascidioides* Van Beneden 1873), *ascidia* Van Beneden 1873, *oviforme* Poirier 1886, *pyramidum* Looss 1896¹, *cordiforme*² Braun 1900, *posticum* Stafford 1905, *urna* Looss 1907, *longiforme* Bhalerao 1926, *orospinosum* Bhalerao 1926, *luzonicum* Tubangui 1928, *lilliputianum* Travassos 1928 (sp. inquir.), *loossi* Pande 1935, *mehrai* Pande 1935 et *bhaleraoi* Pande 1935.

Depuis lors, quinze espèces ont été décrites: *macnabi* Macy 1936, *swansoni* Macy 1936, *naviculum* Macy 1936, *pushpai* Bhalerao 1936, *travassosi* Macy 1938, *piriforme* Yamaguti 1939, *scabrum* Caballero 1940, *transversum* Byrd et Macy 1942, *singularium* Byrd et Macy 1942, *postacetabulum* Yamaguti et Asada 1942, *emollidum* Caballero 1943, *paeminosum* Caballero 1943, *oligolecithum* Manter et Debus 1945, *buongerminii* Lent, Freitas et Proença 1945, *mizellei* Seamster et Stevens 1948.

A l'aide d'un tableau comparatif très détaillé des mesures et des caractères de ces trente espèces, nous avons constaté plusieurs cas de synonymie et abaissé au rang de variétés quelques-unes d'entre elles.

Le *Distomum oviforme* Poirier 1886, parasite d'un Prosimien (*Nycticebus cougang javanicus* E. Geoffroy), ne doit pas être compté au nombre des espèces de *Prosthodendrium*, comme l'ont fait DOLLFUS (1937, pp. 12, 13 et 14; 1954, p. 630) et MACY (1936, p. 353 et 356)³. Ce Ver possède, en effet, une poche du cirre « tubu-

¹ YAMAGUTI et ASADA (1942) attribueront à *P. pyramidum* une prétendue sous-espèce *orientale* et DOLLFUS (1954), une prétendue forme *maroccana* (cf. p. 494).

² Avec les prétendues variétés *laxmii* et *parvouterus* Bhalerao 1926.

³ Le Distome oviforme de POIRIER n'est pas inclus dans la clé des espèces de *Prosthodendrium*, proposée par MACY (1936).

leuse, très longue», débouchant sur la ligne médiane «immédiatement en arrière de la ventouse orale» et ne s'étendant pas au delà de l'acetabulum. Le corps est «couvert entièrement de piquants très petits et très nombreux». Ces caractères, observés par POIRIER, entrent dans la définition du genre *Phaneropsolus* auquel LOOSS (1899) attribua le Distome oviforme. Celui-ci est inclus dans la clé des espèces de *Phaneropsolus*, établie par CABALLERO et GROCOTT (1952).

Comme type de *Prosthodendrium*, DOLLFUS a proposé *dinanatum*¹ Bhalerao 1926 plutôt que *ascidia* Van Beneden 1873 (*nec* von Linstow, Looss, Lühe) «dont les figures originales, dit-il, ne sont peut-être pas bien homogènes et dont le nom spécifique a été, pendant si longtemps, employé à tort». Des observations faites sur les matériaux de la collection AELLEN, il résulte que les deux espèces sont voisines, mais non identiques. A dimensions égales, *P. dinanatum* se distingue d'*ascidia* par la situation avancée de l'acetabulum (aux 37/100), par le rapport des diamètres des ventouses (9:5), par la petitesse des testicules (70-80/60-70 μ) et de la masse prostatique (60 μ), par le fait que les cæca sont très courts (70 μ) et n'atteignent pas les testicules, par le nombre plus élevé des follicules vitellogènes dans chaque grappe latérale (14 à 18) et par la distribution géographique (Inde).

Ainsi que nous l'avons dit (p. 477), *Prosthodendrium naviculum* Macy 1936 est si voisin de *P. ascidia* (Van Beneden) que nous le considérons comme une variété nord-américaine, sous le nom de *P. ascidia navicula* Macy.

Deux autres formes nord-américaines ont été décrites au Mexique par CABALLERO (1940 et 1943): *P. scabrum* (syn. *Limatulum scabrum* Caballero 1940) et *P. paeminosum*². A vrai dire, rien ne les distingue suffisamment de *P. naviculum* Macy: leur ovaire médian ou dextre est partiellement postacetabulaire, mais peut être déplacé vers l'avant par contraction du corps³; les testicules, plus grands que la ventouse ventrale, sont toujours paracetabulaires; les glandes vitellogènes s'étendent au-devant d'eux jusqu'à la ventouse buccale qui est plus grande que l'acetabulum équatorial ou pré-

¹ Orthographié *dinanantum* par DOLLFUS (1937), pp. 10, 12, 13 et 14; 1954, p. 629).

² Orthographié *paeminosum* par DOLLFUS (1954, p. 631).

³ C'est le cas notamment pour l'exemplaire de *P. paeminosum* figuré par CABALLERO (1943) et dont l'ovaire est même déformé.

équatorial; l'œsophage est court. Les dimensions concordent (voir le tableau comparatif I, p. 476-477).

Ainsi, *Prosthodendrium dinanatum* et *P. ascidia* avec sa variété *navicula* constituent ce qu'on pourrait appeler le groupe « ascidia », caractérisé comme suit: 1^o par les testicules paracétabulaires et l'ovaire partiellement postacétabulaire, celui-ci empiétant toujours plus ou moins la zone de la ventouse ventrale et pouvant, selon le degré de contraction du corps, être déplacé quelque peu en avant et devenir partiellement préacétabulaire; 2^o par la ventouse buccale plus grande que l'acetabulum et l'œsophage court.

On peut inclure dans ce groupe *Prosthodendrium buongerminii* Lent, Freitas et Proença 1945, trouvé dans l'intestin de *Molossus crassicaudatus* E. Geoffroy, au Paraguay. Il se distingue des formes précédentes par sa taille un peu plus forte (0,91/0,63 mm.), le diamètre plus grand des ventouses (buccale 130 μ , ventrale 90 μ) et du pharynx (50 μ), par la présence d'un œsophage mesurant 60 μ et surtout par la situation des glandes vitellogènes dans une zone comprise entre l'œsophage et le bord antérieur des testicules (les follicules n'atteignent pas le niveau du pharynx).

Par contre, *Prosthodendrium emollidum* Caballero 1943 s'écarte des formes « ascidia » par la situation préacétabulaire des testicules et de l'ovaire.

Des autres espèces à ovaire partiellement ou entièrement post-acétabulaire, il y aurait lieu de constituer deux groupes: l'un comprenant *Prosthodendrium pyramidum* (Looss 1896), *P. macnabi* Macy 1936 et *P. travassosi* Macy 1938, tous trois ayant les ventouses subégales et l'œsophage relativement long (jusqu'à 100 ou 200 μ); l'autre représenté par *Prosthodendrium urna* (Looss 1907) et *P. loossi*¹ Pande 1935, possédant l'un et l'autre une ventouse buccale plus grande que l'acetabulum, un œsophage deux fois plus long seulement que le pharynx et un ovaire hors de la zone acétabulaire. *P. loossi* nous paraît presque identique à *P. urna*, ainsi qu'en témoigne le tableau comparatif (p. 487).

La seule différence réside dans la position de la masse prostatique claviforme: Looss (fig. 5 B) la représente devant la ventouse ventrale et allongée dorso-ventralement, tandis que PANDE (fig. 1) l'observe à droite de l'acetabulum et en contact avec l'ovaire. Il est

¹ Orthographié *loossi* par PANDE.

	<i>P. urna</i>	<i>P. loossi</i>
Corps: longueur	0,50-0,55 mm.	0,77 mm.
largeur	0,30-0,33	0,51
forme	piriforme	ovoïde
Ventouse buccale	60-70 μ	60 μ
Ventouse ventrale	40/50-55	45
Rapport de leurs diamètres . .	3: 2	4: 3
Situation de l'acetabulum . .	43/100	35/100
Pharynx	30-33 μ	30 μ
Œsophage	2 fois la longueur du pharynx	
Testicules	leur bord antérieur au niveau de l'acetabulum	
Situation des testicules . . .	44-50/100	42/100
Glandes vitellogènes	du bord antérieur des testicules à la bifurcation intestinale	du bord antérieur des testicules à la mi-longueur de l'œsophage
	préacetabulaire	paracetabulaire
Masse prostatique		
Œufs: longueur	24-26 μ	25 μ
Hôte	<i>Pipistrellus kuhli</i>	<i>Pipistrellus javanicus</i> <i>abramus</i> ¹
Distribution géographique . .	Egypte	Inde

¹ D'après des renseignements fournis par V. AELLEN, *Pipistrellus javanicus abramus* (Temm.) n'habite pas les Indes, mais la Sibérie orientale, le Japon, la Chine, l'Indochine, Formose, Célèbes et Java. Il s'agit probablement de l'espèce voisine, *Pipistrellus coromandra* (Gray), largement répandue aux Indes et régions voisines.

probable que son orientation varie selon l'état de fixation du Ver et que ces deux situations ne sont pas discriminantes. Jusqu'à plus ample informé, nous considérons *P. loossi* comme variété de *P. urna*, sous le nom de *P. urna loossi* (Pande).

Prosthodendrium mizellei Seamster et Stevens 1948, que les descripteurs opposaient à toutes les espèces congénériques par la position de l'acetabulum (localisé entièrement ou presque dans l'aire circonscrite par la masse prostatique), est à notre avis identique à *P. macnabi* Macy (sauf en ce qui concerne les dimensions des œufs, mais nous croyons qu'elles sont erronées: 36/18 μ !). Les glandes vitellogènes de l'un comme de l'autre ne s'étendent pas au delà de la bifurcation intestinale. L'ovaire est postacetabulaire. L'hôte est le même, *Eptesicus fuscus* (Beauvois) et la distribution géographique aussi (États-Unis: Indiana et Minnesota)¹. Le tableau suivant prouve la concordance des données numériques:

Nous considérons donc *P. mizellei* comme synonyme de *P. macnabi*.

¹ *P. macnabi* a été retrouvé au Mexique et redécrit par CABALLERO et ZERECERO (1951).

	<i>Prosthodendrium macnabi</i>		<i>P. mizellei</i>
	MACY	CABALLERO et ZERECHERO	SEAMSTER et STEVENS
Corps: longueur . .	1-1,19 mm.	0,68-0,74 mm.	0,94-1,35 mm.
largeur . .	0,40-0,45	0,36-0,41	0,40-0,67
Ventouse buccale . .	85-87 μ	95-99/80 μ	90/72 μ
Ventouse ventrale . .	80-100	91-99/103-110	mêmes dimensions
Rapport de leurs diamètres	1: 1	1: 1	1: 1
Pharynx	27-35/32-35 μ	38/34 μ	36-54 μ
Esophage	100 (fig. 1)	38-95	108-198
Testicules	160-200/66-130	114-182/84-118	181-205/147-162
Situation des testi- cules	équatoriaux ou postéquatoriaux	équatoriaux ou postéquatoriaux	équatoriaux ou postéquatoriaux
Ovaire	110-122/71-84	114/57-76	90-144/90-126
Masse prostatique . .	150-170	133/179-190	126-198
Œufs	18-19/11-12	17-19/9-11	(36/18) ! ?
Hôtes	<i>Eptesicus fuscus</i>	<i>Lasiurus cinereus</i>	<i>Eptesicus fuscus</i>
Distribution géogra- phique	Minnesota	Mexique	Indiana

Quatre espèces de *Prosthodendrium* dont la longueur n'excède pas 1,85 mm., ont une ventouse buccale ovale, atteignant le cinquième, le quart ou même les trois dixièmes de la longueur du corps et dont le diamètre excède celui de l'acetabulum: ce sont *P. chilostomum* (Mehlis 1831) [syn. *P. piriforme* Yamaguti 1939 et *Lecithodendrium cordiforme laxmii* Bhalerao 1926, cf. pp. 480-482] et *P. oligolecithum*¹ Manter et Debus 1945 d'une part, *P. orospinosum* (Bhalerao 1926) et *P. luzonicum* (Tubangui 1928) d'autre part. Chez les deux premières, la ventouse buccale s'ouvre par une fente longitudinale et le pharynx est petit (40 à 65 μ environ); chez les deux autres, l'ouverture orale est ovale et le pharynx mesure 70 à 90 μ de diamètre.

P. luzonicum ne se distinguerait de *P. orospinosum* que par son ovaire plus petit (70-80 μ , au lieu de 170/140 μ), situé moins en avant, et par l'absence de fines épines sur la ventouse buccale. Les œufs, en particulier, ont les mêmes dimensions, respectivement 37/16 μ et 38/14 μ , et les ventouses le même rapport 3: 2 et la

¹ H.-W. MANTER (communication épistolaire du 6 octobre 1954) nous a signalé une erreur dans l'identification de l'hôte de *P. oligolecithum*, qui est en réalité *Pipistrellus subflavus* (F. Cuvier) et non pas *Myotis californicus* (Audubon et Bachman).

même situation. Le premier provient des Philippines, le second de Birmanie. Nous croyons à l'identité des deux formes. Toutefois, malgré la concordance des mesures et en tenant compte des prétendus caractères différentiels, nous considérons *P. luzonicum* comme variété de *P. orospinosum*, sous le nom de *P. orospinosum luzonicum* (Tubangui).

	<i>P. orospinosum</i>	<i>P. luzonicum</i>
Corps: longueur	1,07 mm.	1,10-1,37 mm.
largeur	0,70	0,44-0,46
Ventouse buccale	330/250 μ	260-280/160-170 μ
Ventouse ventrale	plus petite	140-150
Situation de celle-ci	55/100	50/100
Rapport des diamètres des deux ventouses	3:2	3:2
Pharynx	70 μ	70-90 μ
Testicules	150-170/150	100-120
Situation de ceux-ci	43-44/100	43-45/100
Ovaire	170/140 μ	70-80 μ
Situation de celui-ci	précacétabulaire, recouvrant le caecum droit	précacétabulaire, recouvrant un peu la ventouse ventrale
Œufs	38/14	37/16
Masse prostatique	160/140	130-160
Distribution géographique	Birmanie	Philippines

Le sous-genre *Prosthodendrium* possède une espèce particulièrement grande, *P. longiforme* (Bhalerao 1926), mesurant 2 à 3,5 mm. et dont le nombre des follicules vitellogènes est de 25 à 30 par grappe latérale. PANDE (1935) décrivait une variété *allahabadi* en se basant uniquement sur la présence de glandes unicellulaires dans le parenchyme entourant la première moitié de la ventouse buccale et sur la prétendue absence d'un réceptacle séminal ! Cette variété ne saurait être validée. De plus, le même auteur créait l'espèce *bhaleraoi* pour de grands Distomes ayant tous les caractères de *P. longiforme*, auquel il ne les compara même pas ! Cette espèce tombe comme synonyme de celle de BHALERAO. (Voir le tableau comparatif des trois formes, p. 490.)

Au sous-genre *Prosthodendrium* se rattache encore un groupe d'espèces ayant normalement le corps aussi large ou plus large que long et dont la première en date est le « *Lecithodendrium cordiforme* » que BRAUN (1900) a décrit comme parasite d'un Chiroptère

	<i>P. longiforme</i>	var. <i>allahabadi</i>	<i>P. bhaleraoi</i>
Corps: longueur	2,14-3,48 mm.	1,90-3 mm.	2,69 mm.
largeur	1,07-1,47	0,80	1,50
Ventouse buccale . . .	488-550/460-470 μ	220-440/290-370 μ	470/370 μ
Ventouse ventrale . . .	320-370	220-300	320
Rapport de leurs diamètres	1,50	1,27	1,31
Situation de l'acetabulum	43/100	48-50/100	47/100
Pharynx	130 μ	90-100/100-130 μ	100/140 μ
Testicules	320-370/400-420	270-460/170-440	340-420
Situation de ceux-ci . .	40-50/100	42-43/100	35-45/100
Masse prostatique . . .	230/230 μ	190-340/190-370 μ	?
Ovaire	240-270/190-270	220-340/170-370	320/340
Œufs	29-35/15-16	32-35/15-17	32/15
Nombre de follicules vitellogènes par grappe latérale	25 à 30	20 à 30	20 à 30
Hôtes	<i>Tadarida plicata</i>	<i>Scotophilus kuhli</i> ¹	<i>Scotophilus kuhli</i>
Distribution géographique	Birmanie	Inde	Inde

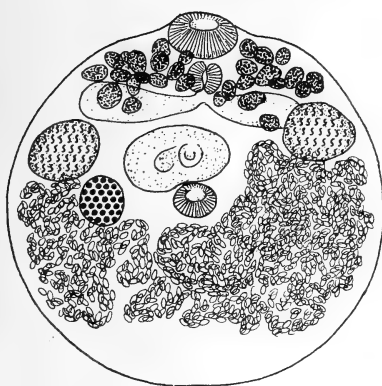
¹ Le statut de cette espèce de LEACH est confus; il s'agit probablement de *Scotophilus heathi* Horsf.

brésilien du genre *Molossus* E. Geoffroy. MÖDLINGER (1930) lui a identifié une espèce européenne, provenant de *Miniopterus schreibersi* (Kuhl) (fig. 6). Nous révoquons cette identification, car si la forme et les dimensions du corps sont pareilles, si la disposition des glandes génitales est la même, le rapport des diamètres des ventouses et le nombre des follicules vitellogènes par grappe latérale sont différents. Malheureusement la comparaison est rendue difficile par les erreurs que l'on peut relever dans les mesures consignées par MÖDLINGER et qui sont probablement dues à une confusion d'échelles de grossissement: par rapport aux dimensions réelles

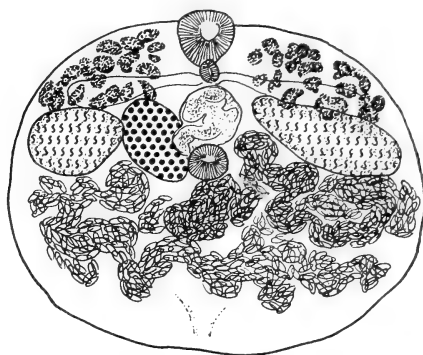
FIG. 6—10.

Prosthodendrium parvouterus (Bhalerao 1926) comb. nov.

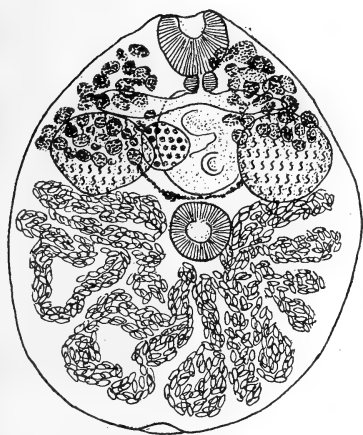
- Fig. 6. — « *Lecithodendrium cordiforme* » Mödinger 1930, nec Braun 1900, de l'intestin de *Miniopterus schreibersi* (Kuhl) [d'après MÖDLINGER 1930, pl. XX, fig. 4]. Vue ventrale. Longueur: 1,03 mm. (?)
- Fig. 7. — « *Lecithodendrium cordiforme parvouterus* » Bhalerao 1926, de l'intestin de *Tadarida plicata* (Buch.) [Collection G.-D. BHALERA0, matériel original]. Vue ventrale. Longueur: 0,53 mm.
- Fig. 8. — « *Prosthodendrium pushpai* » Bhalerao 1936, de l'intestin de *Tadarida plicata* (Buch.) [d'après BHALERA0 1936, fig. 5]. Vue ventrale. Longueur: 1,07 mm.
- Fig. 9. — « *Prosthodendrium pyramidum orientale* » Yamaguti et Asada 1942, de l'intestin de *Rhinolophus ferrumequinum nippon* Temm. [d'après YAMAGUTI et ASADA 1942, fig. 5]. Vue ventrale. Longueur: 0,36 mm.
- Fig. 10. — « *Prosthodendrium pyramidum forma maroccana* » Dollfus 1954, de l'intestin de *Miniopterus schreibersi* (Kuhl) [d'après DOLLFUS 1954, fig. 31]. Vue dorsale. Longueur: 0,53 mm.



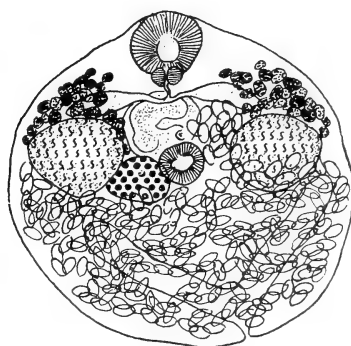
6



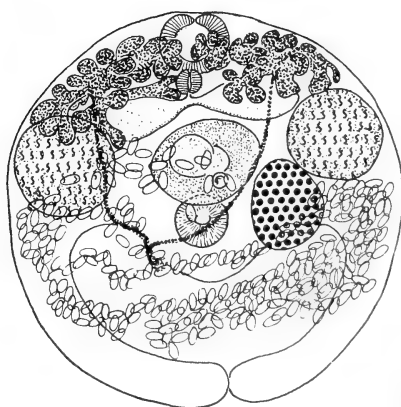
7



8



9



10

indiquées dans le texte (0,585-0,702/0,663 mm.) et auxquelles l'amplification ($\times 40$) de la figure 4 (pl. XX) ne correspond pas, il est impossible que la ventouse buccale ait 170 μ de diamètre, la ventouse ventrale 118 μ , le pharynx 52 μ , les testicules 148-289 μ et l'ovaire 158 μ . Il semble bien que les dimensions des œufs soient exagérées dans la même proportion (30-32/23 μ). Si, au contraire, on admet l'exactitude des mesures de ces différents organes, on est amené à considérer l'échelle de la figure 4 comme répondant à la réalité, et les dimensions du Ver seraient de 1,03 mm. en longueur comme en largeur. Quoi qu'il en soit, contrairement à ce que BRAUN observait chez *L. cordiforme* (« Die beiden Saugnäpfe sind ungefähr gleich gross, eher der Mundsaugnapf etwas kleiner »), la ventouse buccale est ici manifestement plus grande que l'acétabulum, le rapport des diamètres étant $170/118 = 1,44$ (d'après la figure 4 de MÖDLINGER, 1,50). Quant au nombre des follicules vitellogènes, il est de 7 à 8 selon BRAUN (pl. X, fig. 11 et texte ¹), tandis qu'il atteint ou excède la douzaine dans l'espèce de MÖDLINGER (cf. pl. XX, fig. 4).

Nous croyons avoir retrouvé cette dernière dans un matériel original de « *Lecithodendrium cordiforme parvouterus* » Bhalerao 1926 a, de *Tadarida (Chaerephon) plicata* (Buchanan) [= *Nyctinomus plicatus*], recueilli en Birmanie et comprenant six Vers montés en préparation totale (prêt du Dr SRIVASTAVA). En réalité, cette préparation associe deux formes d'apparence semblable (circulaires ou même plus larges que longues) et de mêmes dimensions: l'une (5 exemplaires), ayant l'ovaire fortement lobé et pré-acétabulaire (190-270/115-160 μ), appartient au sous-genre *Paralecithodendrium* Odhner, tandis que l'autre (1 exemplaire), avec son ovaire ovoïde, non lobé et paracétabulaire (140/95 μ), ressemble en tout point à l'espèce *cordiforme* de MÖDLINGER (fig. 7). Quant à la diagnose originale (BHALERA0 1926 a, p. 183), elle reflète l'habitus et la constitution de cette dernière, c'est-à-dire d'un *Prosthodendrium* (« the ovary, measuring 0,10-0,14 mm. \times 0,08 mm., was on the right side of the ventral sucker » ²). A remarquer que les dimensions données pour les œufs (28-32/14-17 μ) ne correspondent

¹ BRAUN indique que ce nombre peut s'élever jusqu'à 15 par suite de scission longitudinale des follicules (?!).

² Les exemplaires de *Paralecithodendrium* ont une ventouse buccale de 115-130 μ de diamètre et un ovaire mesurant 190-270/115-160 μ (cf. note 1, p. 493).

ni à la première, ni à la seconde des deux formes: nous trouvons pour l'une (*Paralecithodendrium*) 24-25/12-13 μ et pour l'autre (*Prosthodendrium*) 23-25/12-14 μ !

Nous conférons au « *Lecithodendrium cordiforme parvouterus* » de BHALERAO le statut d'espèce distincte de celle de BRAUN, avec « *Lecithodendrium cordiforme* » Mödlinger 1930, nec Braun, comme synonyme, et en donnons la diagnose suivante d'après l'examen du spécimen contenu dans le matériel original (fig. 7):

Prosthodendrium parvouterus Bhalerao 1926¹: Corps long de 0,53 mm., large de 0,61 mm. (circulaire d'après MÖDLINGER: 0,58-0,70/0,66 mm.), à cuticule non spinescente. Ventouses sphériques: buccale 85 μ ; ventrale 57 μ , subéquatoriale, aux 44/100 de la longueur du Ver (à mi-longueur d'après MÖDLINGER). Pharynx 34/28 μ ; œsophage nul, cæca longuement sacciformes (205-220/20-40 μ), très divergents, atteignant le bord antérieur des testicules ovoïdes et préacétabulaires (155/110 μ de diamètre), symétriquement disposés aux 37/100 de la longueur du Ver. Ovaire dorsal, non lobé, ovoïde (140/95 μ), situé à droite² entre le testicule et la masse prostatique (celle-ci mesurant 120/95 μ). Glandes vitellogènes (18 à 20 follicules) s'étendant de la ventouse buccale au bord frontal des testicules. Circonvolutions utérines orientées transversalement, en petit nombre, libérant la marge postérieure du corps. Œufs 23-25/12-14 μ . Vésicule excrétrice en forme de V.

L'espèce que BHALERAO (1936, p. 6-10, fig. 5) décrit sous le nom de *Prosthodendrium pushpai*, provient du même hôte (*Tadarida plicata*) et du même lieu (Rangoon, Birmanie) (fig. 8). Les dimensions que l'auteur en donne (cf. notre tableau III) correspondent assez bien à celles des organes (consignées dans le texte) et à celles de la figure 4 (échelle $\times 40$) du *Lecithodendrium cordiforme* Mödlinger 1930, nec Braun (*vide supra*). La principale différence réside dans le déplacement de l'ovaire jusqu'à la zone testiculaire. Mais nous avons constaté la même situation dans l'exemplaire de *P. parvouterus* soumis à notre examen (fig. 7), et l'on sait que la position de cet organe varie quelque peu d'un individu à l'autre

¹ BHALERAO donne les dimensions suivantes: corps 0,42-0,52/0,37-0,58 mm.; ventouse buccale 80-100 μ , ventouse ventrale 50-80 μ ; testicules 120-150/90-120 μ , ronds ou ovales; ovaire 100-140/80 μ , à droite de l'acétabulum.

² *Situs inversus* d'après le texte de MÖDLINGER, mais non pas d'après sa figure 4.

TABLEAU II

	<i>parvouterus</i> (Bhal.)	
	BHALERAO	DUBOIS
Longueur du corps	420-520 μ	530 μ
Largeur du corps	370-580	610
Ventouse buccale	80-100	85
Ventouse ventrale	50-80	57
Situation de son centre	—	44/100
Pharynx	—	34/28
Œsophage	—	nul
Testicules	120-150/90-120	155/110
Leur situation	—	37/100
Masse prostatique	—	120/95
Ovaire	100-140/80	140/95
Sa situation	dextre paracétabulaire	dextre entre testicule et masse prostatique
Œufs	28-32/14-17	23-25/12-14
Caeca (longueur)	—	205-220
Nombre de follicules vitellogènes par grappe latérale	18-20	?
Hôtes	<i>Tadarida plicata</i>	
Distribution géographique	Birmanie	

¹ Voir page 490. Nous indiquons ici les dimensions selon les deux versions.

² Dimensions d'un exemplaire moyen (entre parenthèses, celles d'un des plus grands spécimens).

de la même espèce¹. De plus, si l'on tient compte de la mention par BHALERAO (*op. cit.*, p. 12) d'un « *Prosthodendrium cordiforme* » référible typiquement, dit-il, à l'espèce de BRAUN, hébergé par *Tadarida plicata* et provenant de Rangoon, on n'hésitera pas à considérer ces deux formes comme appartenant à *P. parvouterus* Bhal. 1926.

C'est à cette espèce *parvouterus* que nous attribuons encore le « *Prosthodendrium pyramidum orientale* » de YAMAGUTI et ASADA (1942) [hébergé par *Rhinolophus ferrumequinum nippon* Temm., au Manchoukuo] (fig. 9), ainsi que le « *Prosthodendrium pyramidum forma maroccana* » de DOLLFUS (1954) [provenant de *Miniopterus schreibersi* (Kuhl), au Maroc] (fig. 10). Tous deux sont caractérisés par la forme subglobuleuse du corps, par l'acetabulum plus petit

¹ BHALERAO dit de l'ovaire de *P. parvouterus* qu'il est « on the right side of the ventral sucker ».

<i>pushpai</i> Bhal. BHALERAO	<i>cordiforme</i> Mödl., nec Braun MÖDLINGER ¹	<i>pyramidum</i> f. <i>maroccana</i> Dollf. DOLLFUS ²	<i>pyramidum orientale</i> Yamag. et Asada YAMAGUTI et ASADA
1070 μ 970 175 (180) d'après 160 (150) fig. 5 52/100 75 nul 240-265/200-240 34/100 — 125 dextre précétabulaire, dans la zone des testicules 25-28/12-15 245 une trentaine <i>Tadarida plicata</i> Birmanie	1030 μ (585-702) 1030 (663) 170 — 118 — à mi-longueur 52 — nul 148-289 — 37/100 — — — 158 — dextre (fig. 4) paracétabulaire ! — — — ? <i>Miniopterus</i> <i>schreibersi</i> Hongrie	525 μ (880) 525 (780) 82-97 (135/125) 69 (108) 47-53/100 44 (45) nul ou presque 130-140 (160-215) 35/100 (30/100) 155/120 (230/140) 125/100 (180/135) dextre paracétabulaire 25-29/14,5-18,5 150 (150-160) assez nombreux ³ <i>Miniopterus</i> <i>schreibersi</i> Maroc	360-550 μ 300-360 50-75 48-60 46/100 20-30/20-35 très court 80-100 41/100 80-90 50-65 dextre paracétabulaire 21-27/12-15 100 25 environ ⁴ <i>Rhinolophus ferrum-</i> <i>equinum nippon</i> Mandchourie

D'après la figure 31, on en compterait une vingtaine par grappe latérale.
D'après la figure 5.

que la ventouse buccale, par l'ovaire dextre et paracétabulaire, par l'œsophage nul ou très court, avec cæca dirigés transversalement, cachés en partie par les glandes vitellogènes bien développées, et tangents par leur extrémité aux gros testicules précétabulaires, qui sont situés entre les 35-41/100 de la longueur du Ver et dont le diamètre est presque double de celui de la ventouse ventrale. D'après YAMAGUTI et ASADA, comme d'après DOLLFUS, la spinulation cuticulaire n'est visible qu'aux très forts grossissements et dans la partie antérieure du corps seulement.

Au contraire, *Prosthodendrium pyramidum* (Looss 1896), de *Rhinolophus hipposideros* Bonap. ¹, a des ventouses subgégales, un assez long œsophage (100 μ , c'est-à-dire plus de trois fois le diamètre du pharynx), et les cæca, dont l'angle de divergence est « tout au

¹ Synonyme de *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein), dont la sous-espèce *minimus* Heuglin se rencontre en Egypte (signalée dans des travaux de parasitologie).

plus droit », n'atteignent pas les testicules. Ceux-ci ont les mêmes dimensions que l'acetabulum et sont situés aux 52/100 de la longueur du Ver. Les vitellogènes « sont très exigus et peu ramifiés »¹.

Le tableau comparatif III prouve l'identité de *P. parvouterus* (Bhal.), *P. pushpai* Bhal., *P. cordiforme* (Mödl., nec Braun), « *P. pyramidum orientale* » Yamag. et Asada, et « *P. pyramidum f. maroccana* » Dollf. (voir fig. 6-10).

Nous mettons en doute l'identification par AZIM (1936, fig. 8) du « *Lecithodendrium* » trouvé en disséquant des Chauves-Souris (*Pipistrellus kuhli* (Kuhl) et *Rhinolophus euryale* Blasius) capturées dans un village de l'Oasis Dakhla (Égypte), et auquel cet auteur rapportait, sans preuves expérimentales, une Xiphidiocercaire du groupe « *Virgula* », parasite de *Melania tuberculata* Bourg. et s'enkystant dans des larves d'Anophèles. AZIM croyait retrouver en ce Ver adulte (dont il ne donne ni description, ni mesures) le « *Distomum pyramidum* » de Looss (1896). D'après l'échelle ($\times 46$ circa) de sa figure 8, les dimensions seraient 1,33/1,26 mm., excédant fort celles de ce Distome (0,6-0,8/0,4 mm.). Celui-ci possède, comme nous l'avons rappelé, un œsophage de 100 μ qui fait défaut à l'espèce recueillie par AZIM², espèce dont la topographie des glandes génitales par rapport à l'acetabulum et l'exiguïté des glandes vitellogènes plaideraient cependant en faveur de l'identité des deux formes. La question reste suspendue.

Ainsi élagué, le sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1937 possède actuellement dix-neuf espèces (dont trois ont chacune une variété), sans compter *P. lilliputianum* (Travassos 1928) et *P. posticum* (Stafford 1905). DOLLFUS (1937, p. 14, note 13) estimait que *P. lilliputianum* « devra être décrit d'après du meilleur matériel pour que l'on puisse s'assurer définitivement que c'est bien un *Prosthodendrium* ». Ce serait alors la seule espèce ayant un acetabulum plus grand que la ventouse buccale. Quant à *P. posticum*, il est impossible, comme le relevait MACY (1936), de l'inclure dans une clé de détermination, sa description étant par trop incomplète et, de surcroît, non illustrée.

¹ LUKASIAK (1939, p. 97) prétend avoir retrouvé l'espèce dans *Eptesicus nilssoni* (Keyserling et Blasius): dimensions du Ver 0,69/0,40 mm.; œufs 25-28/12 μ . Il considère *P. cordiforme* (Braun 1900) comme synonyme.

² AZIM n'aurait-il pas vu l'œsophage dans l'exemplaire contracté que représente sa figure 8 ?

La répartition de ces dix-neuf espèces en catégories systématiques nous paraît superflue. DOLLFUS (1954), considérant toutes les formes décrites à cette date (sans élimination de synonymes), les distribuait en deux sections avec plusieurs sous-sections, d'après l'emplacement de l'ovaire par rapport à l'acetabulum et aux testicules. Il reconnaissait d'ailleurs le caractère artificiel de ces divisions proposées simplement pour faciliter la taxinomie. Nous pensons, au contraire, que c'est la compliquer et même l'embrouiller. De fait, en raison des déplacements que peut subir l'ovaire, une même espèce risque d'être mentionnée dans les deux sections. (C'est le cas pour *P. ascidia* et *P. scabrum*.) Au surplus, des groupes naturels d'espèces (basés sur des caractères que nous avons recherchés dans cette revision) se trouvent disloqués (c'est le cas pour *dinatum-ascidia-scabrum-naviculum-paeminosum-buongerminii*, pour *urna-loossi*, pour *macnabi-mizellei*, pour *chilostomum-oligolecithum-cordiforme laxmii-piriforme*, et pour *luzonicum-orospinosum*).

Quant à la multiplicité des genres, telle qu'elle est envisagée par SKARBILOVITCH (1947), elle nous paraît inadmissible en raison de la difficulté qu'on a déjà à discriminer la plupart des espèces. Comme l'étude de cet auteur n'était pas à notre disposition, notre opinion ne se fonde que sur ce qu'en révèle la distribution en sections de DOLLFUS: tandis que nous considérons *P. luzonicum* comme une variété de *P. orospinosum* (cf. p. 489), SKARBILOVITCH fait de ces deux formes les génotypes de *Chiropterodendrium* et de *Skrijabinodendrium*! D'autre part, il rapproche de *P. bhaleraoi*, type générique de *Travassodendrium*, des espèces bien distinctes comme *P. oligolecithum* ou *P. pushpai*.

L'histoire du sous-genre *Prosthodendrium* aura montré que la tendance à diviser et subdiviser une unité systématique peut aboutir à un gaspillage dans la nomenclature. L'existence de formes locales ou d'habitus variant selon le degré de maturité sexuelle donne souvent l'impression d'un polymorphisme, celui de « l'espèce en soi ». Cette revision est partie de la constatation d'un abus et du principe de tenir les petites différences pour négligeables, en considérant les rapports des mesures comme plus révélateurs que les mesures elles-mêmes. Nous croyons avoir retenu de « bonnes espèces » en recherchant les limites de leurs variations, surtout si elles se manifestent dans des aires étendues. Cela comportait d'assez lourds sacrifices!

CLÉ DE DÉTERMINATION

1. Longueur du Ver: 1,90-3,50 mm.
[20 à 30 follicules vitellogènes par grappe latérale. Œufs 29-35/15-17 μ . Inde et Birmanie.]
P. (P.) longiforme (Bhalerao 1926)¹
- Longueur du Ver: 0,36-1,85 mm. 2
- Longueur du Ver: 0,23-0,32 mm.
[Acetabulum entre les $\frac{2}{3}$ et les $\frac{7}{10}$ de la longueur du corps. Œufs très grands 34-39/18-21 μ . Mandchourie.]
P. (P.) postacetabulum Yamaguti et Asada 1942
2. Corps généralement plus large (0,30-0,98 mm.) que long (0,36-0,88 mm.) ou de contour circulaire, parfois courtement piriforme 3
- Corps toujours plus long que large (elliptique, piriforme ou fusiforme) 5
3. Acetabulum situé aux $\frac{3}{4}$ de la longueur du corps. Follicules vitellogènes nombreux (50 à 60 par grappe latérale)². Longueur des œufs: 18-22 μ . États-Unis.
P. (P.) transversum Byrd et Macy 1942
- Acetabulum situé à mi-longueur du corps. Follicules vitellogènes moins nombreux (jusqu'à une vingtaine ou une trentaine par grappe latérale). Longueur des œufs jusqu'à 32 μ 4
4. Ventouses subégales. 7 à 8 follicules vitellogènes par grappe latérale (jusqu'à 15 par suite de scissions). Brésil.
P. (P.) cordiforme (Braun 1900)
- Ventouse buccale plus grande que la ventouse ventrale. Une vingtaine à une trentaine de follicules vitellogènes par grappe latérale. Birmanie, Mandchourie, Europe et Maroc.
P. (P.) parvouterus (Bhalerao 1926)³

¹ Syn. *P. longiforme allahabadi* (Pande 1935) et *P. bhaleraoi* (Pande 1935).² D'après BYRD et MACY (1942, pl. I, fig. 3).³ Syn. *Lecithodendrium cordiforme* Mödinger 1930, nec Braun 1900, *Prosthodendrium pushpai* Bhalerao 1936, *Prosthodendrium cordiforme* Bhalerao 1936, nec Braun, *Prosthodendrium pyramidum orientale* Yamaguti et Asada 1942 et *P. pyramidum forma maroccana* Dollfus 1954.

5. Acetabulum situé aux 70-75/100 de la longueur du corps, en sorte que l'ovaire en est très éloigné (localisé devant les testicules ou au niveau de leur bord antérieur); retrait corrélatif de la masse prostatique devenant intertesticulaire ou même posttesticulaire. Rapport des diamètres: ventouse buccale/ventouse ventrale = 2,4 à 4,5 6
- Acetabulum situé aux 32-57/100 de la longueur du corps. Rapport des diamètres: ventouse buccale/ventouse ventrale = 1 à 1,8 7
6. Diamètres de la ventouse buccale 250-280/320-370 μ ; des testicules 240 μ ; des œufs 22/12 μ . Inde.
P. (P.) mehrai (Pande 1935)
- Diamètres de la ventouse buccale 210/200 μ ; des testicules 87-100/96-100 μ ; des œufs 25-29/14-20 μ . États-Unis. *P. (P.) singularium* Byrd et Macy 1942
7. Ventouse buccale de forme ovale ou elliptique, assez grande (150-380/110-340 μ), atteignant le $\frac{1}{5}$, le $\frac{1}{4}$ ou même les $\frac{3}{10}$ de la longueur du corps 8
- Ventouse buccale de forme arrondie, moyenne ou petite (60-175 μ) 10
8. Ventouse buccale s'ouvrant par une fente longitudinale. Pharynx petit (40-65 μ). Follicules vitellogènes peu nombreux (7 à 9 par grappe latérale). Longueur des œufs 20-33 μ 9
- Ventouse buccale à ouverture ovale. Pharynx moyen (70-90 μ). Follicules vitellogènes nombreux (24 à 28 par grappe latérale)¹. Longueur des œufs 37-38 μ .
 - a) Ovaire 170/140 μ , prétesticulaire et antérieur à la masse prostatique, voisin du pharynx et recouvrant le cæcum droit. Birmanie.
P. (P.) orospinosum (Bhalerao 1926)
 - b) Ovaire 70-80 μ , intertesticulaire et postérieur à la masse prostatique, recouvrant le bord frontal de l'acetabulum. Philippines.
P. (P.) orospinosum luzonicum (Tubangui 1928)

¹ D'après BHALERAO (1926, pl. II, fig. 4) et TUBANGUI (1928, pl. V, fig. 2).

9. Ovaire éloigné des testicules, situé au niveau du bord postérieur de la ventouse buccale et antérieur à la masse prostatique. Œufs 20-25/12-13 μ . États-Unis.
P. (P.) oligolecithum Manter et Debus 1945
- Ovaire contigu à l'un des testicules, postcæcal et situé dans la zone de la masse prostatique. Œufs 25-33/13-16 μ . Europe, Inde et Japon.
P. (P.) chilostomum (Mehlis 1831)¹
- 10 (7). Ventouses subégales 11
- Ventouse buccale > ventouse ventrale 13
11. Ovaire paracétabulaire, dextre, débordant légèrement en avant la zone de la ventouse ventrale. Testicules situés aux 37-42/100 de la longueur du corps. Glandes vitellogènes occupant une large zone qui s'étend du bord antérieur des testicules jusqu'au niveau du pharynx ou de la ventouse buccale. Œsophage très court ou absent. États-Unis. *P. (P.) swansoni* Macy 1936
- Ovaire partiellement ou entièrement postacétabulaire. Testicules situés aux 49-57/100 de la longueur du corps. Glandes vitellogènes confinées dans une zone étroite, pré-, para- ou postcæcale. Œsophage assez long (40-200 μ) 12
12. Glandes vitellogènes précæcales² (les cæca étant à mi-distance entre les deux ventouses). Testicules précétabulaires, au niveau du bord antérieur de la ventouse ventrale et de dimensions égales à elle. Œufs (?). Égypte.
P. (P.) pyramidum (Looss 1896)
- Glandes vitellogènes paracæcales, dans la zone de la masse prostatique (ou la débordant légèrement en avant). Testicules paracétabulaires, plus grands que la ventouse ventrale. Œufs 17-19/9-12 μ . États-Unis et Mexique.
P. (P.) macnabi Macy 1936³
- Glandes vitellogènes postcæcales, pénétrant plus ou moins dans la zone testiculaire. Testicules postacéta-

¹ Syn. *Lecithodendrium cordiforme laxmii* Bhalerao 1926 et *Prosthodendrium piriforme* Yamaguti 1939.

² Très exiguës et peu ramifiées (d'après Looss).

³ Syn. *P. mizellei* Seamster et Stevens 1948.

bulaires, plus grands que la ventouse ventrale. Œufs 23/12 μ . États-Unis. *P. (P.) travassosi* Macy 1938

- 13 (10). Testicules postacétabulaires (leur bord antérieur étant au niveau de la ventouse ventrale). Ovaire nettement en arrière et hors de la zone acétabulaire.

[Glandes vitellogènes ne s'étendant que jusqu'à la bifurcation intestinale ou à mi-longueur de l'œsophage, celui-ci étant deux fois plus long (55-70 μ) que le pharynx. Œufs 24-26/12-15 μ .]

a) Masse prostatique préacétabulaire. Égypte.

P. (P.) urna (Looss 1907)

b) Masse prostatique paracétabulaire. Inde.

P. (P.) urna loossi (Pande 1935)

- Testicules préacétabulaires (leur bord postérieur étant au niveau de la ventouse ventrale). Ovaire préacétabulaire, situé dans la même zone.

[Glandes vitellogènes s'étendant jusqu'à la ventouse buccale. Œsophage 18-78 μ ; caeca 140-200 μ , circonscrivant une grosse masse prostatique (120-168/176-188 μ). Œufs 18-21/10-12 μ .]

P. (P.) emollidum Caballero 1943

- Testicules paracétabulaires. Ovaire partiellement postacétabulaire, mais pouvant, selon le degré de contraction du corps, être déplacé quelque peu en avant et devenir partiellement préacétabulaire (Groupe « ascidia ») . . . 14

14. Zone vitellogène comprise entre l'œsophage et le front des testicules. Longueur du Ver 0,91 mm. Diamètres de la ventouse buccale 130 μ , de la ventouse ventrale 90 μ , du pharynx 50 μ , des œufs 18/12 μ . Œsophage long de 60 μ . Paraguay.

P. (P.) buongerminii Lent, Freitas et Proença 1945

- Zone vitellogène comprise entre la ventouse buccale et le front des testicules. Longueur du Ver n'excédant pas 0,77 mm. Diamètres de la ventouse buccale 60-115 μ , de la ventouse ventrale 50-84 μ , du pharynx 20-45 μ . Œsophage court ou nul 15

15. 14 à 18 follicules vitellogènes dans chaque grappe latérale. Rapport des diamètres: ventouse buccale/ventouse ventrale = 1,8. Testicules (70-80/60-70 μ) et masse prostatique (60 μ) petits. Cæca très courts (70 μ) et n'atteignant pas les testicules. Œufs 22-23/12-14 μ . Inde.
P. (P.) dinanatum (Bhalerao 1926)
- 8 à 12 follicules vitellogènes dans chaque grappe latérale. Rapport des diamètres: ventouse buccale/ventouse ventrale = 1,5 ou moins. Testicules (80-190/90-160 μ) et masse prostatique (70-180/70-130 μ) moyens. Cæca longs de 95-160 μ et atteignant les testicules. Œufs 17-22/10-15 μ .
- a) Pharynx 30-45 μ . Europe.
P. (P.) ascidia (Van Beneden 1873)
- b) Pharynx 21-33 μ . Amérique du Nord.
P. (P.) ascidia navicula Macy 1936¹

RÉSUMÉ

Les *Lecithodendriinae* Lühe font l'objet d'une étude spéciale. *Lecithodendrium linstowi* Dollfus 1931, *Prosthodendrium ascidia* (Van Beneden 1873) et *P. chilostomum* (Mehlis 1831) sont redécrits d'après des matériaux de la collection AELLEN.

Le sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus 1937, révisé, groupe dix-neuf espèces (voir clé de détermination, p. 498). Le type est *P. dinanatum* (Bhalerao 1926) par désignation originale.

Sur la base d'un examen du matériel original le statut d'espèce est conféré à « *Lecithodendrium cordiforme parvouterus* » Bhalerao 1926, avec la dénomination de *Prosthodendrium parvouterus* (Bhalerao) comb. nov. « *Lecithodendrium cordiforme* » Mödlinger 1930, nec Braun, *Prosthodendrium pushpai* Bhalerao 1936, *Prosthodendrium cordiforme* Bhalerao 1936, nec Braun, *Prosthodendrium pyramidum* subsp. *orientale* Yamaguti et Asada 1942, nec Looss, et *Prosthodendrium pyramidum* forma *maroccana* Dollfus 1954, nec Looss, sont considérés comme synonymes. L'espèce *parvouterus* a une

¹ Syn. *P. scabrum* (Caballero 1940) Caballero 1943 et *P. paeminosum* Caballero 1943.

distribution géographique étendue: Birmanie, Mandchourie, Europe, Maroc.

P. bhaleraoi (Pande 1935) tombe en synonymie avec *P. longiforme* (Bhalerao 1926) dont la var. *allahabadi* Pande 1935 est supprimée.

P. loossi (Pande 1935) devient une variété de *P. urna* (Looss 1907), dénommée *P. urna loossi* (Pande), et *P. luzonicum* (Tubangui 1928) une variété de *P. orospinosum* (Bhalerao 1926), désignée sous le nom de *P. orospinosum luzonicum* (Tubangui).

P. piriforme Yamaguti 1939 est considéré comme synonyme de *P. chilostomum* (Mehlis 1831), avec lequel « *Lecithodendrium cordiforme laxmii* » Bhalerao 1926 est également identifié.

P. scabrum [= *Limatulum scabrum* Caballero 1940] Caballero 1943 et *P. paeminosum* Caballero 1943 sont indifférenciables de *P. naviculum* Macy 1936, lui-même n'étant qu'une variété géographique de *P. ascidia* (Van Beneden 1873), dénommée *P. ascidia navicula* Macy.

P. mizellei Seamster et Stevens 1948 est rejeté comme synonyme de *P. macnabi* Macy 1936.

Les *species inquirendae* sont: *P. posticum* (Stafford 1905) et *P. lilliputianum* (Travassos 1928).

Le sectionnement du sous-genre ou la création de genres pour certaines de ses espèces ne sont pas approuvés.

BIBLIOGRAPHIE

- AELLEN, V. 1949. *Les Chauves-souris du Jura neuchâtelais et leurs migrations*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 72: 23-90.
- AZIM, M. Abdel. 1936. *On the life-history of Lecithodendrium pyramidum Looss 1896, and its development from Xiphidiocercaria, C. pyramidum sp. nov., from Melania tuberculata*. Ann. Trop. Med. Parasitol. 30 (3): 351-356.
- BHALERAO, G. D. 1926a. *The intestinal parasites of the bat- (Nyctinomus plicatus) with a list of the Trematodes hitherto recorded from Burma*. J. Burma Res. Soc. Rangoon 15 (3): 181-195.
- 1926b. *A new Species of Trematode from Nycticejus pallidus, with a Key to the Species of Lecithodendrium*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 18: 299-304.
- 1936. *Studies on the Helminths of India. Trematoda III*. J. Helminth. London 14 (4): 207-228.

- BRAUN, M. 1900a. *Trematoden der Chiroptera*. Ann. naturh. Mus. Wien 15 (3-4): 217-236.
- 1900b. *Einige Bemerkungen über die Fascioliden der Chiroptera*. Zool. Anz. Leipzig 23: 387-391.
- BYRD, E. E. & MACY, R. W. 1942. *Mammalian Trematodes. III. Certain species from bats*. The Tenn. Acad. Sci. 17 (1): 149-156.
- CABALLERO, E. 1940. *Algunos Trematodos intestinales de los murciélagos de Mexico. I*. An. Inst. Biol. México 11 (1-2): 215-223.
- 1943a. *Trematodos de los murciélagos de Mexico IV. Descripción de un nuevo genero de la subfamilia Lecithodendriinae Looss, 1902 y una nueva especie de Prosthodendrium Dollfus, 1931*. Ibid. 14 (1): 173-193.
- 1943b. *Algunas especies de Trematodos de los murciélagos de la region de Izucar de Matamoros, Pue. V*. Ibid. 14 (2): 423-430.
- & GROCOTT, R. G. 1952. *Helminths from the Republic of Panama: II. A new trematode from the intestine of Philander laniger pallidus Thomas and key to the species of the genus Phaneropsolus Looss, 1899 (Trematoda: Lecithodendriidae)*. J. Wash. Acad. Sci. 42 (12): 388-391.
- & ZERECERO, M. C. 1951. *Trematodos de los murciélagos de Mexico. VII. Presencia de Prosthodendrium macnabi Macy, 1936, en Lasiurus cinereus (Beauvois)*. An. Inst. Biol. México 22 (1): 159-167.
- DAWES, B. 1946. *The Trematoda with special reference to British and other European forms*. Cambridge Univ. Press, 644 pp.
- DOLLFUS, R. Ph. 1931. *Amoenitates helminthologicae. I. — A propos de la création de Lecithodendrium laguncula Ch. W. Stiles et M.-O. Nolan 1931*. Ann. Parasitol. Paris 9 (5): 483-484.
- 1937. *Sur Distoma ascidia P. J. Van Beneden 1873 [nec Linstow, nec Looss] et le genre Prosthodendrium R. Ph. Dollfus 1931 [Trematoda. Lecithodendriinae]*. Bull. Mus. Hist. nat. Belg. 13 (23): 1-21.
- 1954. *Miscellanea Helminthologica Maroccana XVI. Sur un Distome de Microchiroptère*. Arch. Inst. Pasteur Maroc 4 (9): 625-635.
- LENT, H., TEIXEIRA DE FREITAS, J. F. & CAVALCANTI PROENÇA, M. 1945. *Trematodeos de morcegos colecionados no Paraguay*. Rev. Brasil. Biol. 5 (4): 499-507.
- LOOSS, A. 1896. *Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. Première partie*. Mém. Inst. Egypt. 3: 1-252.
- 1907. *Notizen zur Helminthologie Aegyptens. VII. Ueber einige neue Trematoden der ägyptischen Fauna*. Zbl. Bakt. Jena, Abt. 1 Orig. 43: 478-490.
- LÜHE, M. 1909. *Parasitische Plattwürmer. 1: Trematodes*. Brauer's Süßwasserfauna Deutschlands 17: 1-217.

- LUKASIAK, J. 1939. *Recherches sur la faune helminthologique en Pologne*. Fragmenta Faunistica Musei Zoologici Polonici 4 (5): 93-106 (en polonais).
- MACY, R. W. 1936. *Three new Trematodes of Minnesota bats with a key to the genus Prosthodendrium*. Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 55 (3): 352-359.
- 1938. *A new species of Trematode, Prosthodendrium travassosi (Lecithodendriidae), from a Minnesota bat*. Livr. jub. Prof. Travassos Rio de J. 3: 291-293.
- MANTER, H. W. & DEBUS, J. S. 1945. *Two Trematodes from a hibernating bat, Myotis californicus*. Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 64 (4): 297-299.
- MEHRA, H. R. 1931. *A new genus (Spinometra) of the family Lepodermatidae Odhner (Trematoda) from a tortoise, with a systematic discussion and classification of the family*. Parasitology, Cambridge 23 (2): 157-178.
- 1935. *New Trematodes of the family Lecithodendriidae Odhner, 1911 with a discussion on the classification of the family*. Proc. Acad. Sci. U.P. India 5 (1): 99-121.
- 1937. *Certain new and already known distomes of the family Lepodermatidae Odhner (Trematoda), with a Discussion on the Classification of the family*. Z. Parasitenk. Berlin 9 (4): 429-469.
- MÖDLINGER, G. 1930. *Trematoden ungarischer Chiropteren*. Studia zool. Budapest 1 (3): 191-203.
- PANDE, B. P. 1935. *Contributions to the digenetic Trematodes of the Microchiroptera of Northern India. Part 2. — Studies on the genus Lecithodendrium Looss*. Proc. Acad. Sci. U.P. India 5 (1): 86-98.
- POIRIER, J. 1886. *Trématodes nouveaux ou peu connus*. Bull. Soc. philom. Paris (7) 10: 20-40.
- SEAMSTER, A. & STEVENS, A. L. 1948. *A new species of Prosthodendrium (Trematoda: Lecithodendriidae) from the large brown bat*. J. Parasit. Urbana 34: 108-110.
- SKARBILOVITCH, T. S. 1943. *Contribution to the reconstruction of the taxonomy of the Trematodes of the family Lecithodendriidae Odhner 1911*. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. 38 (7): 223-224 (en russe)¹.
- STAFFORD, J. 1905. *Trematodes from Canadian Vertebrates*. Zool. Anz. Leipzig 28 (21/22): 681-694.
- STILES, C. W. & NOLAN, M. O. 1931. *Key catalogue of parasites reported for Chiroptera (Bats) with their possible public health importance*. Bull. Nat. Inst. Health Washington, D.C. 155: 603-742.

¹ Nous n'avons pu prendre connaissance de ce travail.

- STOSSICH, M. 1904. *Alcuni Distomi della collezione elmintologica del Museo di Napoli*. Ann. Mus. zool. Napoli 23: 1-14.
- TRAVASSOS, L. 1928. *Contribution à l'étude des Lecithodendriidae du Brésil*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 21 (1): 195-199.
- TUBANGUI, M. A. 1928. *Trematodes parasites of Philippine Vertebrates*. The Philip. Journ. Sci. 36 (3): 351-371.
- VAN BENEDEN, P.-J. 1873. *Les parasites des Chauves-souris de Belgique*. Mém. Acad. Roy. Belg. 40, 42 pp.
- YAMAGUTI, S. 1939. *Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 27. Trematodes of Mammals, II*. Japan. Journ. Med. Sci., VI. Bacteriol. a. Parasitol. 1 (3): 131-151.
- & ASADA, Z. 1942. *Trematodes of birds and mammals from Manchoukuo, I*. Bull. Inst. of Scientific Research, Manchoukuo 6 (4): 498-512.
-

TRAVAUX DE L'INSTITUT DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE ET DE
LA STATION DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE

Directeur : Professeur E. GUYÉNOT

Régression et régénération des excroissances nuptiales de *Bombina variegata* (L).¹

par

Emile GUYÉNOT et Alexander YANOVSKY

(avec 17 figures dans le texte)

INTRODUCTION

En étudiant, en 1932, les excroissances nuptiales de *Bombinator pachypus*, A. MOSZKOWSKA fit une série de constatations d'un grand intérêt. En premier lieu, elle observa que, du simple fait de la captivité, les excroissances régressent en quelques jours. Déjà, au bout de trois jours, la pigmentation des crochets cornés est très affaiblie; au bout de dix jours, les brosses copulatrices n'ont plus qu'une teinte brun clair. Les crochets diminuent de hauteur, deviennent plus rares et finalement sont à peine visibles comme de petites saillies incolores et clairsemées.

Cette régression se produit chez des animaux sains, bien nourris, quelle que soit la température et même si ces Batraciens sont conservés dans de grands bassins en plein air. L'auteur a pensé qu'au moins au début, la diminution des excroissances résultait peut-être d'une plus grande fréquence des mues chez les animaux captifs. Toutefois, la régression à l'échelle histologique ne peut être mise sur le compte d'une simple desquamation de la couche cornée superficielle. MOSZKOWSKA n'a pas réussi à découvrir quel facteur, parmi les conditions réalisées par la « captivité », était responsable de cette régression d'un caractère sexuel secondaire morphologique,

¹ Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinzi professoris auspiciis ».

alors que le rut, la possibilité d'accouplement et le cri du mâle ne sont pas modifiés.

On conçoit que, dans ces conditions, les effets de la castration soient difficiles à établir en ce qui concerne les brosses copulatrices: la régression des castrats est semblable à celle des normaux maintenus comme eux en captivité: tout au plus, la disparition des crochets cornés est-elle plus complète. Les greffes de testicules sur castrats furent tout aussi décevantes. Les greffons subissent une longue phase de dégénérescence; même quand ils sont bien repris et développés, ils ne font pas réapparaître les excroissances. Comment auraient-ils pu produire cette récupération, alors que les testicules en pleine activité des individus normaux n'empêchent nullement la régression des excroissances? On peut, semble-t-il, retenir de ces observations que le facteur en jeu ne paraît pas être lié exclusivement à un fléchissement de l'activité testiculaire.

Un deuxième groupe d'observations effectuées par MOSZKOWSKA concerne l'influence remarquable des implantations d'hypophyses. En introduisant, tous les deux à trois jours, des hypophyses de *Bombinator*, de *Rana*, de *Bufo*, de *Triton*, dans le cul-de-sac lymphatique dorsal, l'auteur a obtenu une réapparition rapide des excroissances, avec élévation et noircissement des crochets cornés: déjà, après trois implantations, la pigmentation des crochets est intense; ils sont nombreux, serrés les uns contre les autres, plus élevés parfois que dans un mâle en rut pris dans la nature. L'élévation de la couche épithéliale, le développement des glandes complètent le tableau de cette récupération des excroissances. Les hypophyses implantées sont l'objet d'une simple résorption; c'est donc par l'effet des hormones ainsi libérées que le traitement hypophysaire intervient. Il est curieux que MOSZKOWSKA n'ait pas eu de résultat en utilisant des extraits hydroalcalins d'hypophyses de bœuf.

Le résultat le plus remarquable fut obtenu lorsque, sur le conseil du professeur E. GUYÉNOT, MOSZKOWSKA appliqua le traitement par les implantations d'hypophyses à des *Bombinator* mâles castrés. Même chez des castrats anciens, opérés depuis quatorze mois, le traitement fait réapparaître les excroissances. Dès que l'on cesse les implantations, la régression se produit à nouveau. Le fait établit indiscutablement que ce n'est pas une insuffisance de la sécrétion hormonale testiculaire qui est le facteur principal de la régression des excroissances.

Cependant, la régénération des excroissances chez les castrats est toujours moins complète que chez les mâles entiers, d'autant plus difficile à obtenir que la castration est plus ancienne. Ceci montre que le testicule intervient certainement, en sensibilisant le territoire des brosses copulatrices, mais que le maintien de ces dernières dépend d'autres facteurs hormonaux.

On est ainsi conduit à envisager un déterminisme endocrinien complexe. C'est la conclusion qui résulte aussi des expériences de castration effectuées chez d'autres Batraciens. Dans le cas du Crapaud, par exemple, où les excroissances sont présentes d'octobre à juin de l'année suivante, la castration pratiquée pendant cette période en janvier, en mars, en mai, n'entraîne pas la disparition immédiate des excroissances (PONSE, 1924). Celles-ci ne régressent entièrement, comme chez les normaux, qu'au mois de juillet¹. La différence entre les castrats et les mâles entiers se trouve dans le fait qu'elles ne réapparaissent pas en septembre chez les castrats, leur évolution cyclique étant définitivement interrompue. Un point intéressant est que ces excroissances persistent plus ou moins atténuées pendant des mois, malgré l'absence des testicules. On peut en conclure qu'ici également les testicules interviennent en sensibilisant le territoire des pelottes copulatrices au début du cycle génital, mais que leur maintien est lié à l'intervention d'autres facteurs hormonaux. Quels sont ces facteurs ?

Le cas du *Bombinator* est spécialement favorable à une telle étude puisque les excroissances régressent du simple fait de la captivité et peuvent être restaurées par des implantations d'hypophyses. Il semble donc que la régression soit liée à une insuffisance hypophysaire. Cette insuffisance est-elle d'ordre général ou porte-t-elle sur telle ou telle hormone sécrétée par la glande ? L'intervention de l'hormone gonadotrope paraît peu probable puisque le résultat positif est obtenu même chez les castrats. Faut-il alors incriminer une insuffisance d'hormone somatotrope qui pourrait agir directement sur l'aptitude à la croissance des territoires récepteurs ? Ou a un défaut d'hormone thyroïdienne ? Ou enfin à

¹ Très noires et bien développées pendant la période de reproduction (mars-avril), les excroissances du Crapaud régressent, plus ou moins vite suivant les individus, au cours du printemps et au début de l'été. Elles deviennent brunes et même blanches. Les mues successives jouent certainement un rôle dans cette décoloration. Les excroissances apparaissent à nouveau à la fin de juillet et ont tout leur développement en octobre.

une insuffisance d'hormone corticotrope (A C T H) ? Cette dernière hypothèse paraît le plus probable depuis que l'on connaît les propriétés andromimétiques du cortex surrénalien. On peut aussi penser que la poussée des excroissances pourrait résulter d'un déterminisme complexe dans lequel plusieurs hormones agiraient de façon synergique.

CHAPITRE PREMIER

EXCROISSANCES NUPTIALES DE *BOMBINA*

Les *Bombina variegata* (= *Bombinator pachypus*) sur lesquels ont été effectuées ces recherches, proviennent des environs de Genève et du Jura. L'espèce, autrefois très répandue dans le canton de Genève, a presque disparu par suite des travaux de drainage et d'endiguement qui ont supprimé la quasi-totalité des pièces d'eau et transformé les petites rivières en canaux cimentés. Bien des essais envisagés auraient pu être effectués ou être plus étendus si ces tentatives n'avaient pas été constamment gênées par la rareté des animaux.

Excroissances nuptiales. — Elles ont été bien décrites et étudiées histologiquement par MOSZKOWSKA. Elles occupent, à la face antérieure des avant-bras, une zone grossièrement ovale, subdivisée en deux ou trois écussons; elles sont particulièrement développées sur le tubercule métacarpien situé à la base du pouce; on les retrouve à la face interne des deux premiers doigts. Un autre caractère sexuel sur lequel notre attention n'a été attirée que tardivement est constitué par de grands crochets cornés et noirs dispersés sur toute la surface dorsale de la peau. En réalité, ces crochets existent dans les deux sexes, mais sont beaucoup plus développés chez les mâles. En passant le doigt sur la peau du dos de femelles, celle-ci donne l'impression d'être complètement lisse. Chez les mâles, on perçoit, au contraire, les rugosités que forment ces crochets cornés. Dans les quelques femelles masculinisées (fig. 17) que nous avons obtenues, ce caractère était très apparent: la peau, au toucher, paraissait fortement rugueuse.

Cycle. — Les excroissances de l'avant-bras sont constituées par une série de petits crochets cornés, brun foncé à noirs, qui chez

les mâles récoltés dans la nature, pendant la saison des amours (mai à juillet), sont très denses, serrés les uns contre les autres. D'après Moszkowska, le cycle de ces excroissances serait le suivant. On trouve déjà, à la fin d'avril, des mâles pourvus d'excroissances fortement colorées en noir. Elles persistent dans cet état pendant tout l'été. En septembre-octobre commence leur régression: elles deviennent brunes, brun pâle. Nous pouvons confirmer toutes ces

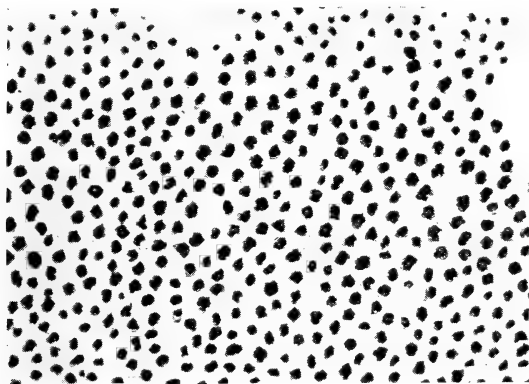


FIG. 1.

Mue d'une partie des excroissances de l'avant-bras réapparues après traitement par l'extrait de lobe antérieur d'hypophyse.

observations. Par contre, nous ne savons pas exactement à quelle époque leur régression est la plus complète. Sans doute, à la fin d'octobre, mais, à cette époque, les *Bombina* sont sortis de l'eau et deviennent introuvables. Il est tout aussi difficile de dire à quelle époque le nouveau cycle recommence. Les observations d'animaux conservés au laboratoire n'apprennent rien, puisque les excroissances sont constamment régressées en captivité.

Dans la nature, à côté de mâles à excroissances très noires, on en rencontre dont ces parties sont simplement brun sombre. C'est l'apparence qu'elles prennent lorsque des mâles récemment capturés subissent une mue. La couche cornée desquamée emporte les sommets fortement pigmentés des crochets. Ces mues, montées dans le baume (fig. 1), offrent une excellente image de la distribution de ces crochets. Les coupes, pratiquées dans la région des excroissances, montrent souvent la couche superficielle pigmentée

prête à se détacher (fig. 3 et 9). Il faut admettre que, dans la nature, aussitôt après une mue, les crochets se pigmentent à nouveau et redeviennent noirs. Dans les conditions d'élevage en captivité, cette nouvelle pigmentation n'a pas lieu ou reste très incomplète. Il est

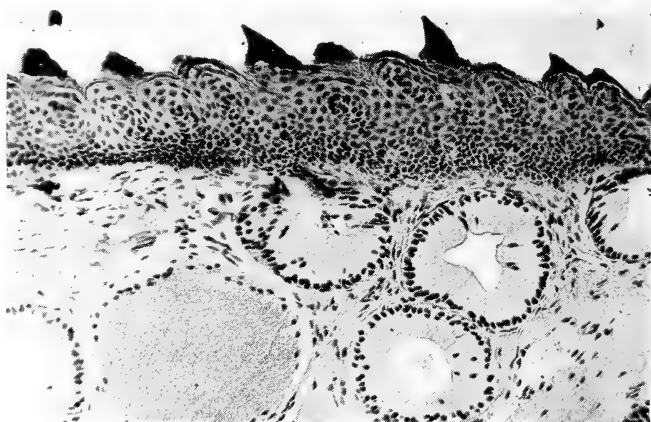


FIG. 2.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle témoin, capturé le 3/8 et fixé aussitôt.

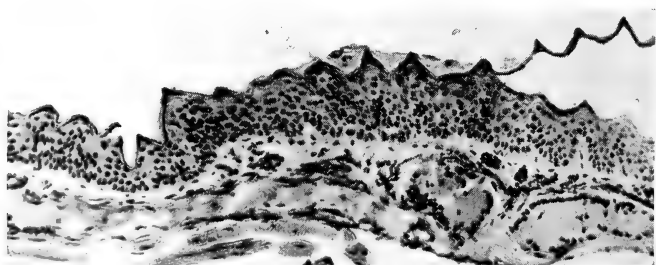


FIG. 3.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle témoin, capturé le 10 septembre. On note déjà une légère régression.

donc certain que les mues successives, si elles sont plus fréquentes au laboratoire, sont un des facteurs de la diminution de coloration des excroissances.

Toutefois, la régression comprend des transformations histologiques que les mues ne suffisent pas à expliquer. Dans la région des

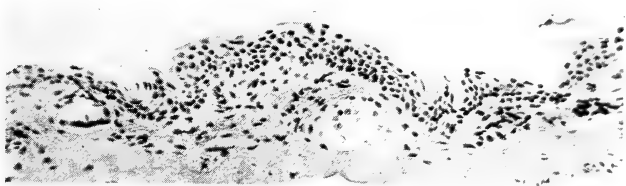


FIG. 4.

Coupe à travers les excroissances d'un castrat, un mois après la castration.

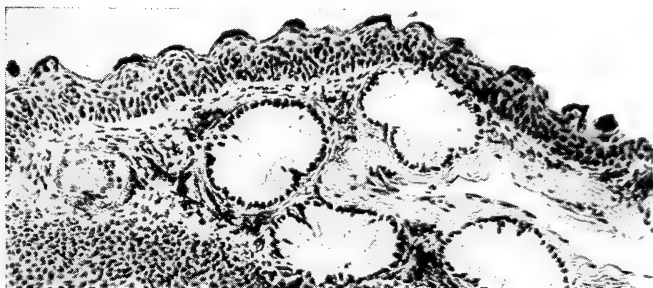


FIG. 5.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle après quelques jours de captivité: épithélium moins élevé; crochets aplatis.

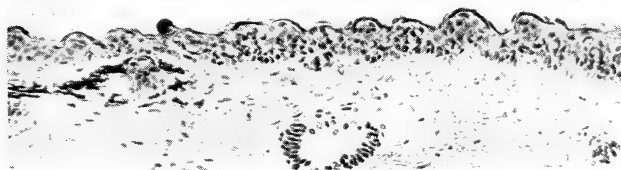


FIG. 6.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle, après 17 jours de captivité: régression forte malgré l'exposition aux rayons infra-rouges puis à la lumière blanche.

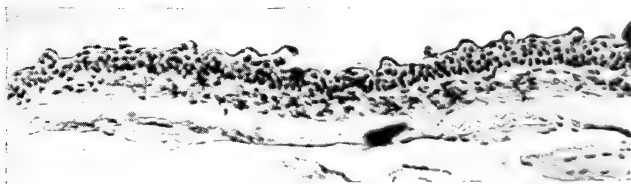


FIG. 7.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle après un mois de captivité: régression très accentuée.

excroissances, l'épiderme est très élevé, formé de 10 à 12 strates superposées (fig. 2 et 3), atteignant 75, 100, même 125 μ d'épaisseur. En dehors des excroissances, l'épiderme est mince, lisse, comprenant seulement 4 à 5 couches de cellules, ne dépassant pas 60 μ d'épaisseur.

L'épiderme des excroissances, bien décrit par Moszkowska, forme de plus des saillies, véritables papilles constituées par un axe dermique très mince (voir fig. 3, à droite) et par un soulèvement des couches épidermiques. Chaque papille est coiffée par une saillie cornée d'un beau noir dont la forme et la hauteur varient. Cette coiffe peut être simplement arquée, en forme de cône aplati ou constituer des élévations pointues très saillantes (fig. 2). Enfin, dans la couche sous-cutanée, sont des glandes plus développées, glandes acineuses muqueuses et glandes à venin holocrines.

Après la *castration*, la régression est à peu près complète: l'épiderme est mince, conservant encore la trace de l'organisation des papilles; on ne voit que de rares crochets très peu saillants dont la couche superficielle est incolore; les glandes sous-épidermiques sont aplasiées (fig. 4).

Lors de la *régression*, chez les animaux entiers en captivité, les images sont plus variables. La diminution des couches épidermiques est moins marquée; les papilles existent encore bien que clairsemées; elles sont coiffées d'une couche superficielle cornée peu saillante et faiblement colorée (fig. 5, 6 et 7). L'aspect varie avec le temps écoulé depuis la capture.

CHAPITRE II

HYPOPHYSE ET EXTRAITS HYPOPHYSAIRES

A. *Implantation d'hypophyses*

Nous avons, à titre de contrôle, répété dans quelques cas l'expérience fondamentale de Moszkowska.

Trois *Bombina*, capturés le 8 mai et dont les excroissances sont fortement régressées le 20/5, reçoivent 3 à 4 implantations d'hypophyses de *Rana temporaria* et de *Bufo vulgaris*, en 10 à 14 jours.

Le n° 84, après 4 implantations réparties sur deux semaines, a une réaction nettement positive, malgré trois mues survenues pendant la période du traitement.

Le n° 86 reçoit 4 implantations en 12 jours et récupère ses excroissances malgré deux mues.

Le n° 87 reçoit 3 implantations en 10 jours et présente une réponse positive malgré trois mues.

Ces expériences confirment pleinement les résultats obtenus par MOSZKOWSKA, relativement à l'action des implantations d'hypophyse. Les mues amènent nécessairement un pâlissement des excroissances, mais le phénomène est compensé par la reconstitution subséquente et le noircissement des crochets.

B. *Extrait d'hypophyse antérieure*

Nous avons noté que MOSZKOWSKA n'avait pas obtenu de résultat en traitant les *Bombina* en captivité par un extrait alcalin d'hypophyse de bœuf.

Nous avons repris ces expériences en utilisant un extrait d'hypophyses antérieures de bœuf: les hypophyses sont broyées au sable en présence de soude décinormale. Après 12 heures à la glacière, le produit est neutralisé, centrifugé, puis précipité par 5 volumes d'alcool à 95°. Le précipité, lavé à l'alcool, à l'éther, est redissous dans l'eau physiologique (4,5 p. 1000) de façon qu'un centimètre cube de solution corresponde à un demi-gramme de tissu frais.

Quatre *Bombina* à excroissances régressées (deux sont brun clair et deux sont gris pâle) reçoivent l'extrait en injections intrapéritonéales (juin-juillet).

Les doses utilisées furent d'abord très faibles (0,2 cc. tous les 2 jours) et le résultat fut peu net après 10 jours de traitement. La dose injectée fut alors portée à 0,4 puis 0,5. En cinq jours, les excroissances devinrent très brunes puis noires. Cette réaction spécifique est très différente du noircissement général de l'animal, lié à la présence d'intermédine.

Ce résultat positif fut obtenu après deux à trois injections de 0,5 cc. (soit 0,25 gr. d'hypophyse fraîche). Les injections furent continuées chez trois animaux qui reçurent en tout dix à douze injections de 0,5 cc., soit 2 gr. 5 à 3 grammes de glande. Ce traite-

ment conserva les excroissances devenues noires ou brun clair, sans entraîner d'augmentation dans la réponse obtenue.

Le traitement incita les animaux à s'accoupler, soit entre eux soit avec des femelles introduites dans le cristalliseur. Les excroissances de trois des animaux traités ont été fixées et coupées. On note une élévation nette de l'épiderme, la formation de papilles

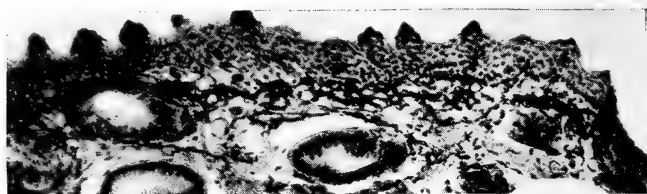


FIG. 8.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle en captivité, qui a reçu 6 cm³ (3 gr. de lobe frais) d'extrait d'hypophyse antérieure en 20 jours.

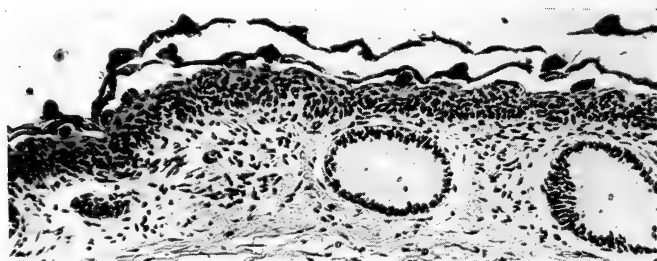


FIG. 9.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle régressé, qui a reçu 5 cm³ (2,5 g. de lobe frais) d'extrait d'hypophyse antérieure en 20 jours. Notez les mues qui se détachent.

saillantes, coiffées de crochets pigmentés et un développement des glandes sous-épidermiques (fig. 8 et 9).

Cette expérience a été répétée avec un nouvel extrait, mais dans la seconde moitié de septembre. Elle porte sur 2 mâles entiers à excroissances très régressées et sur 2 castrats récents, opérés depuis 10 jours et dont les excroissances ont pratiquement disparu.

Une réaction nettement positive fut obtenue chez les deux mâles entiers après 4 jours de traitement ayant comporté 2 et 3 injections

intrapéritonéales de 0,5 cc. ($1 \text{ cc}^3 = 0,5 \text{ gr.}$ de glande fraîche). Un castrat présente, après une seule injection, un développement des crochets qui restent bruns (fig. 10). L'autre castrat meurt accidentellement et est remplacé. Les quatre animaux sont à nouveau

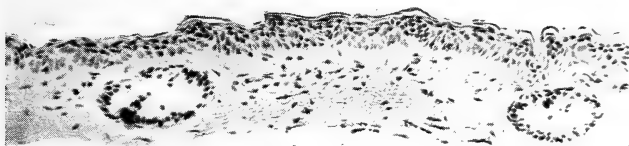


FIG. 10.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle castré depuis 20 jours, qui a reçu 0,5 cm^3 d'extrait d'hypophyse antérieure.

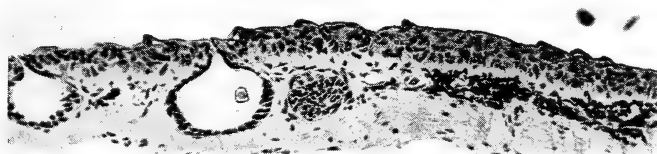


FIG. 11.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle castré qui a reçu 2 cm^3 d'extrait d'hypophyse antérieure en un mois.

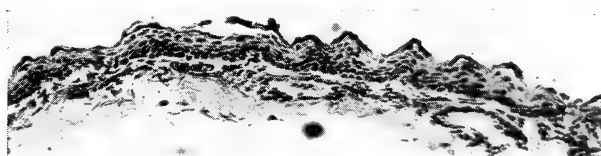


FIG. 12.

Coupe à travers les excroissances d'un castrat, opéré depuis deux mois, qui a reçu 3,5 cm^3 d'extrait d'hypophyse antérieure, en 36 jours.

traités, du 24 septembre au 7 octobre, et reçoivent pendant ce temps 4 à 6 injections de 0,5 cc. Les résultats notés le 27 septembre (excroissances noires et brun foncé chez les entiers; brunes chez les castrats) ne sont pas sensiblement améliorés par la prolongation du traitement (fig. 11 et 12).

En définitive, au cours des deux séries d'expériences, le traitement a fait rapidement réapparaître des excroissances noires à brun sombre, chez 6 mâles entiers. La réponse de trois castrats a été moins complète, mais certaine. La différence indique que la sécrétion testiculaire intervient, pour une part, dans la réaction produite.

C. *Extrait d'hypophyses postérieures*

Les lobes postérieurs d'hypophyses de bœuf sont épuisés pendant plusieurs jours dans l'acétone fréquemment renouvelée. Les glandes sont séchées, broyées, traitées par l'alcool à 80° et par l'éther. La poudre obtenue est redissoute dans l'eau physiologique (1 cent. c. = 0,20 gr. d'hypophyse fraîche).

Cet extrait s'est montré encore plus actif que celui de lobes antérieurs, mais s'est révélé très toxique pour les *Bombina*.

Quatre mâles entiers, dont les excroissances sont très fortement régressées après un mois de captivité, reçoivent, le 30 juin, chacun 0,2 cc. en injection intrapéritonéale. Ils deviennent entièrement noirs (action de l'intermédine). Dès le 1^{er} juillet, leurs excroissances sont devenues bien visibles, de teinte brun clair. Une deuxième injection de 0,2 cc., faite le 3 juillet, rend les excroissances encore plus nettes, brun foncé. On fait, le 5 juillet, une troisième injection de 0,5 cc. mais les animaux meurent deux jours plus tard.

La dose efficace (0,4 cc. = 0,076 gr. de glande fraîche) a suffi pour faire réapparaître les excroissances et les rendre très nettes et fortement colorées en deux à trois jours. Les coupes (fig. 13 et 14) montrent une forte croissance des papilles qui font une saillie accentuée, l'élévation des couches épidermiques et le noircissement des crochets cornés qui les coiffent.

Tandis que ces essais ont été faits en plein milieu de l'été, alors que les animaux trouvés dans la nature ont des excroissances très développées et noires, une deuxième série a été réalisée aux mois de septembre-octobre, époque où les excroissances sont normalement réduites. Nous avons utilisé un extrait de lobes postérieurs d'hypophyses de bœuf préparé comme le précédent et dont 1 cc. correspond également à 0,20 gr. de glandes fraîches.

Deux mâles entiers dont les excroissances, examinées à la loupe, ne montrent que quelques crochets clairsemés et pâles, reçoivent,

les 23 et 24 septembre, deux injections de 0,3 cc. La toxicité est telle que les deux animaux meurent le 25 septembre.

On recommence, en traitant un mâle entier et un mâle castré, auxquels on fait, du 26 septembre au 7 octobre, 5 injections de 0,2 cc. On voit apparaître, chez le mâle entier, des crochets nombreux d'un beau noir. Chez le castrat, la réaction est positive, mais moins nette d'autant qu'au moment de la fixation l'animal vient

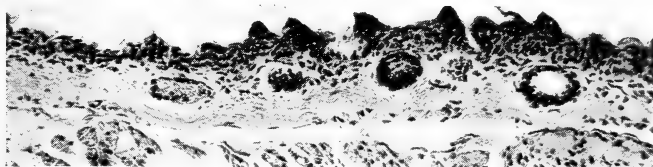


FIG. 13.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle régressé qui a reçu 1,2 cm³ (0,25 g. de lobe frais) d'hypophyse postérieure en 28 jours.

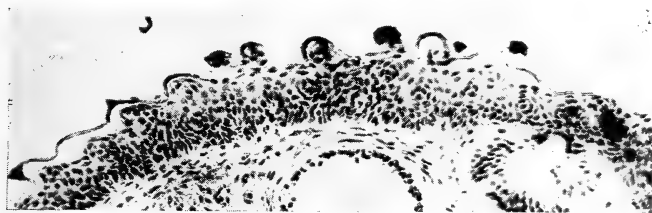


FIG. 14.

Coupe à travers les excroissances régressées d'un mâle qui a été traité par 0,7 cm³ d'extrait d'hypophyse postérieure en 8 jours.

de muer. Les coupes montrent, dans la région des excroissances, une élévation de la couche épithéliale et le développement de papilles surmontées de crochets noirs.

En résumé, les deux extraits de lobes antérieurs et de lobes postérieurs d'hypophyse de bœuf ont donné un résultat positif, comparable à celui qui résulte des implantations d'hypophyses de Batraciens. La réponse rapide à l'extrait d'hypophyses postérieures, obtenue avec de très faibles doses, est à première vue surprenante. La question se pose de savoir si ce résultat est dû à des substances propres au lobe postérieur ou si elle ne résulte pas d'une accumulation, dans ce lobe, d'hormones produites au niveau du lobe anté-

rieur. La similitude d'action des deux extraits paraît en faveur de cette dernière interprétation.

La conclusion de ces essais est que les hypophyses implantées agissent par le déversement dans l'organisme de substances hormonales hypophysaires. Le résultat ne donne par contre aucune indication sur celle des hormones hypophysaires qui intervient dans la rénovation des excroissances.

Comment agit la captivité ?

Les résultats que nous venons de rapporter conduisent à penser que l'action de la « captivité » doit se ramener, comme cause première, à une dépression de l'activité hypophysaire, Quels facteurs externes peuvent la conditionner ?

Pas plus que MOSZKOWSKA, nous n'avons pu découvrir par quel mécanisme intervient la captivité. Ce point n'était pas, il est vrai, notre objectif, mais nous avons fait quelques expériences qu'il n'est peut-être pas inutile de relater.

Pensant que la captivité en laboratoire pouvait intervenir par la diminution de l'éclairage et notamment des rayons infra-rouges, nous avons soumis 4 *Bombina* à des expositions quotidiennes de plusieurs heures à une source de rayons rouges et infra-rouges. La température de l'eau s'élevait, après chaque séance de 3 heures environ, à 32-35°. Le traitement, poursuivi du 30 juin au 13 juillet, ne modifia en aucune manière les excroissances régressées.

Les mêmes animaux ont été soumis, du 13 au 17 juillet, à un éclairage continu, en lumière blanche. Le résultat fut tout aussi négatif (fig. 6). L'action exercée par la cessation des conditions naturelles ne paraît donc se ramener ni à une insuffisance de chaleur, ni à une variation d'éclairage.

La régression pourrait aussi être liée à une insuffisance d'alimentation. Le rôle de ce facteur a été reconnu dans le cas du Triton où la crête dorsale, la ligne argentée des flancs de la queue subissent à la longue une régression du fait de la captivité. PONSE (1924) a insisté, de son côté, sur l'importance d'une bonne alimentation pour le maintien des excroissances digitales du Crapaud. Nos *Bombina* ont été nourris assez régulièrement avec des vers de farine, mais la régression des excroissances se produit parfois si rapidement que l'on ne peut guère incriminer, semble-t-il, une alimentation déficiente.

CHAPITRE III

ACTION DE L'HORMONE CORTICOTROPE (A.C.T.H.)
ET DES CORTINES

Ces expériences ont été inspirées, d'une part, par le fait que le cortex surrénalien produit des stéroïdes andromimétiques et, d'autre part, par la constatation que la sécrétion testiculaire ne joue qu'un rôle secondaire dans le maintien ou la récupération des excroissances: c'est ainsi que les implantations d'hypophyses ou les extraits hypophysaires sont actifs même sur les *Bombina* castrés. Il était donc indiqué de chercher un autre mécanisme endocrinien.

A. *Traitement par l'A.C.T.H.*

Les expériences ont été faites en utilisant le Cibacthen Ciba, qui se présente sous forme d'une poudre que l'on dissout dans l'eau physiologique. La solution est telle que $1 \text{ cc}^3 = 2$ unités.

1^{re} série. — 8 mâles normaux et 8 mâles castrés, ayant perdu leurs excroissances, reçoivent des injections dans le cul-de-sac lymphatique dorsal, alternant avec des injections intrapéritonéales. Les doses injectées correspondent à 0,1, 0,2, 0,4 unités effectuées soit deux à trois fois par semaine, soit tous les jours.

La régénération des crochets, suivie à la loupe, est déjà nette après une semaine de traitement, à raison de trois injections hebdomadaires correspondant chacune à 0,2 unité. Si le traitement est longtemps continué, les excroissances pâlisent après chaque mue, mais se recolorent.

Les meilleurs résultats ont été obtenus après une semaine de traitement avec des doses quotidiennes de 0,2 à 0,4 unité. Les crochets sont si développés et si pigmentés qu'ils ne font que diminuer légèrement après chaque mue.

Un essai, consistant à immerger un animal castré dans une solution contenant 0,5 unité d'A.C.T.H. pour 50 cc., a été prolongé pendant 15 jours (du 31 juillet au 15 août) sans aucun résultat.

Ces expériences ont été effectuées pendant la période favorable, de juin à août.

2^e série. — Un mâle entier et un mâle castré depuis un mois ont reçu, entre le 11 et le 25 octobre, période où dans la nature les excroissances commencent à régresser, des injections intrapéritonéales, renouvelées tous les deux jours, de 0,5 cc., correspondant chacune à une unité.

Malgré la période défavorable, les deux animaux en expérience ont présenté une réaction positive, consistant en la croissance de crochets noirs sur fond brun (fig. 15). La réponse du castrat est restée plus faible.

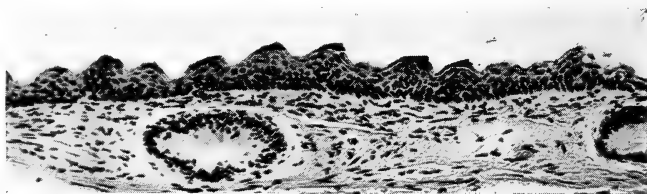


FIG. 15.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle régressé qui a reçu en octobre 6 cm³ (6 unités) de corticotrope (Cibacthen) en 15 jours.

A noter que les animaux traités ont présenté un noircissement général de la peau comme avec les extraits hypophysaires.

En conclusion, bien que la pénurie d'animaux n'ait pas permis de donner à ces essais l'ampleur qui aurait été désirable, il en résulte que les injections d'A.C.T.H. ont fait réapparaître les excroissances chez 9 mâles normaux et chez 9 mâles castrés. L'intervention du cortex surrénalien, dans le maintien ou la réapparition des excroissances, est donc très vraisemblable.

B. Traitement par des extraits de surrénales

Pour vérifier ce point, nous avons utilisé directement les extraits de cortex surrénalien.

1. *Implantation*. — Préalablement, nous avons fait une première série d'essais, consistant à implanter dans la cavité péritonéale de *Bombina* des surrénales de *Rana temporaria* ou de *Bufo vulgaris*. Les surrénales étaient découpées aussi soigneusement que possible pour les isoler du rein et les bandelettes obtenues ont été introduites directement dans la cavité péritonéale. Un mâle reçut ainsi les

deux surrénales d'une grenouille le 23 juillet; un second les deux surrénales d'une grenouille le 25 juillet, un troisième les deux surrénales d'un crapaud le 28 juillet. Les trois animaux furent conservés jusqu'au 15 septembre, mais ne présentèrent aucune réapparition de leurs excroissances.

Nous utilisâmes alors des extraits de surrénales de bœuf préparés de deux façons différentes.

2. *Extrait hydro-alcalin*. — Dans son travail sur la masculinisation du Cobaye par des extraits de cortex surrénalien, D. HODLER (1937) a obtenu des résultats positifs avec des extraits alcalins, tandis que des fractions éthéro-solubles restèrent complètement inactives.

Nous basant sur ces recherches, nous avons préparé un extrait hydrosoluble, en broyant au sable 50 gr. de cortex de bœuf et en ajoutant 50 cc. de soude décinormale. Après 24 heures de séjour à la glacière, le produit fut centrifugé, le liquide neutralisé, puis précipité par 4 volumes d'alcool à 95°. Le précipité, lavé à l'alcool à 80°, puis à l'éther, fut desséché et dissous dans 50 cc. d'eau physiologique.

Deux mâles entiers, à excroissances très régressées, reçurent, du 19 au 28 septembre, huit injections intrapéritonéales de chacune de 0,5 cc., ce qui correspond à une dose totale de 4 grammes de cortex. Le résultat fut complètement négatif. Il paraissait d'ailleurs improbable qu'avec la préparation utilisée des stéroïdes masculinisants aient pu être conservés dans l'extrait.

3. *Extrait éthéro-acétonique*. — Des fragments de cortex surrénalien furent épuisés par l'acétone, puis par l'éther. La fraction acétono-soluble fut évaporée, de même que la fraction éthéro-soluble. On laissa une quantité d'éther juste suffisante pour maintenir les substances extraites en dissolution et on ajouta de l'eau physiologique de manière à obtenir une émulsion instable qui était reconstituée par agitation et fut injectée telle quelle dans le cul-de-sac lymphatique dorsal.

Un ♂ (B. 88) reçoit, entre le 24 août et le 1^{er} octobre, quatre injections de 0,3 cc. chacune (1 cc. = 0,5 gr. environ). L'animal meurt sans avoir présenté de modifications des excroissances.

Un ♂ (B. 89) reçoit, le 31 août, une seule injection de 0,3 cc. La réaction est positive au niveau des excroissances, en 48 heures, mais l'animal meurt le 3 septembre.

Un mâle (B. 91) reçoit trois injections de 0,1 cc. entre le 3 et le 9 septembre, mais il meurt le 9 septembre, sans que ses excroissances aient été régénérées.

Un quatrième mâle reçoit deux injections de 0,1 cc. sans résultat.

Il n'y eut, en somme, qu'une seule réponse positive. Les doses utilisées ont, sans doute, été trop faibles, mais le produit est si toxique qu'il engendre la mort des animaux avant qu'ils aient eu le temps de réagir.

a) *Extrait acétonique de surrénales.* — 35 gr. de cortex surrénalien, découpé en fragments, furent épuisés par l'acétone renouvelée trois fois en trois jours. La liqueur acétonique fut distillée, reprise par l'éther. Après évaporation, on obtint une pâte brune qui fut utilisée telle quelle, par implantation de fragments sous la peau. Ici encore, l'expérience fut rendue difficile par la toxicité du produit.

Deux mâles entiers reçoivent, les 15 et 17 septembre, un petit fragment de la pâte constituant l'extrait. L'un meurt dans la journée du 17; il présente, au niveau des excroissances, de petits crochets sur fond brun. Il est remplacé par un autre mâle qui reçoit une boulette de pâte le 18 septembre. Les deux animaux présentent, le 21 septembre, de beaux crochets bruns; on plante un nouveau fragment et, le 26 septembre, on note la présence de beaux crochets, noirs dans un animal, brun sombre dans l'autre.

Le produit a donné un résultat positif, mais il est toxique et ne peut être dosé.

5. *Essai d'une cortine commerciale.* — Nous avons utilisé la Cortine Organon dont 1 cent. cube représente 50 gr. de cortex surrénalien. Le produit a été dilué au dixième dans l'eau physiologique, si bien que 1 cc. correspond à 5 gr. de tissu cortical.

1^{re} série. — Traitement de 3 ♂ normaux à excroissances régressées par injections dans le cul-de-sac dorsal.

L'un, traité du 24 au 31 août par trois injections de 0,3 cc. chacune, meurt le 31 août, mais présente une réaction positive.

Le second, traité du 31 août au 15 septembre par trois injections de 0,5 cc., meurt le 15 septembre, en présentant une réaction positive au niveau des excroissances.

Un troisième mâle reçoit deux injections de 0,3 cc. et meurt sans avoir récupéré ses excroissances.

2^e série. — On injecte, le 1^{er} août, à trois mâles, 0,2 cc.; deux mâles meurent le lendemain.

Au mâle qui a survécu, ainsi qu'à deux animaux neufs, on injecte 0,2 cc. le 7 août. Le mâle qui a survécu et a reçu trois injections a des excroissances déjà brunes.

On injecte 0,2 cc. le 9 août; le 11 août on note, chez les trois animaux, des excroissances bien développées et brun sombre. Un animal est mort le 9 août. Un autre meurt le 13 août, après avoir reçu encore une injection de 0,2 cc.

Trois nouveaux mâles sont traités du 7 au 13 août par deux injections de 0,2 cc. Leurs excroissances deviennent brunes puis

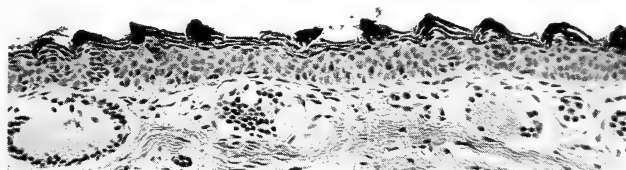


FIG. 16.

Coupe à travers les excroissances d'un mâle régressé qui a reçu 0,6 cm³ de Cortine Organon diluée (0,15 gr. de cortex frais) en 6 jours.

noires. Deux meurent le 16 août. Le seul survivant, à excroissances très brunes, reçoit encore 0,2 cc. le 18 août et meurt le 20.

Le résultat est rapide et extrêmement net. Il y a reconstitution d'excroissances à crochets nombreux, hauts et pigmentés. Toutefois, la toxicité du produit ne permet que des expériences de courte durée se terminant par la mort des sujets.

3^e série. — Deux mâles entiers et deux castrats, à excroissances très régressées, reçoivent, en injections intrapéritonéales, 0,2 cc. le 9 et le 14 octobre, puis 0,25 cc. les 13 et 16 octobre. Du 18 au 28 octobre, ils reçoivent 6 injections de 0,5 cc. d'une nouvelle dilution de cortine.

Le résultat fut un peu plus tardif que dans les séries précédentes, mais à l'examen, le 28 octobre, les deux mâles entiers présentaient des excroissances brun foncé; l'examen à la loupe montrait de beaux crochets noirs, serrés les uns contre les autres, surtout bien développés au niveau de la callosité métacarpienne. La réponse des castrats fut faible: les excroissances avaient acquis une teinte générale brune, mais les crochets n'étaient pas noirs. L'examen des coupes (fig. 16) confirme le caractère positif de la réponse.

Conclusions. — L'effet positif du traitement par l'hormone hypophysaire corticotrope se trouve confirmé par l'action, sur les excroissances régressées, de la cortine ou d'extraits surrénaliens obtenus après épuisement du cortex par l'acétone et l'éther. Ces extraits de surrénales exercent une action rapide, mais sont d'un maniement délicat à cause de leur toxicité.

Ces extraits agissent, comme les implantations d'hypophyse et les extraits d'hypophyse, même sur les castrats. On peut donc considérer que l'hormone corticotrope et la réponse surrénalienne qu'elle déclenche représentent le mécanisme essentiel capable de maintenir les excroissances en captivité et dont la déficience produit leur régression.

CHAPITRE IV

ACTION DES GREFFES DE TESTICULES ET DES ANDROGENES

L'importance des sécrétions du cortex surrénalien dans la régénération des excroissances régressées en captivité ne permet nullement de considérer comme inexistante l'action de l'hormone mâle d'origine testiculaire. Bien au contraire, nous considérons que cette action est primordiale dans la sensibilisation du territoire des excroissances, au moins au début du cycle génital. Même, pendant la période qui s'étend de mai à octobre, rien ne prouve que le testicule, si son action est affaiblie et non suffisante pour le maintien des excroissances en captivité, ne joue pas cependant un rôle, en collaboration avec le cortex surrénalien. Les excroissances pourraient résulter d'un double déterminisme dans lequel la sécrétion testiculaire est d'abord principale et doit être ensuite soutenue, renforcée par les sécrétions corticales. Le fait que les réactions des castrats sont toujours moins intenses que celles des animaux entiers indique déjà suffisamment que l'action du testicule n'est pas négligeable.

Pour vérifier cette interprétation, nous avons effectué deux séries d'expériences.

A. Tentatives de surmasculinisation

Nous avons pensé que la sensibilité des excroissances aux conditions de la captivité pouvait être due à une diminution de la quantité d'androgènes libérés par le testicule. Nous avons cherché à remédier à une telle situation en implantant dans le péritoine d'animaux mâles entiers des testicules de *Bombina*.

Un mâle a ainsi reçu les deux testicules d'un autre individu, les glandes étant découpées en plusieurs fragments. Deux autres mâles ont reçu, en huit morceaux, 4 testicules de *Bombina*. Les animaux ont été conservés du 3 au 24 septembre, sans qu'aucune récupération des excroissances ait pu être notée.

Nous n'espérons pas ainsi obtenir des greffes, avec reprise, de ces testicules surnuméraires. D'abord, la loi de quantité maximum fait que des testicules introduits dans le péritoine n'ont chance de se fixer et de reprendre que si l'animal a été privé, en tout ou partie, de ses propres glandes génitales. D'autre part, les expériences de MOSZKOWSKA ont montré que la reprise des greffons, même sur animaux castrés, est précédée d'une longue période de dégénérescence et reste très lente et précaire. La reprise ne se fait bien que si l'on plante en même temps des hypophyses, mais nous ne pouvions utiliser cette technique car, en cas de résultat positif au niveau des excroissances, le rôle respectif des testicules en surnombre et des hypophyses implantées n'aurait pu être précisé.

Notre but était simplement de provoquer la dégénérescence et la résorption des testicules surnuméraires implantés, espérant qu'il en résulterait une élévation suffisante du taux d'androgènes, pour qu'un effet fût visible au niveau des excroissances. Le fait ne s'est pas réalisé. Faut-il en conclure que la quantité d'hormone mâle apportée par ces suppléments testiculaires était restée au-dessous du seuil efficace ?

B. Traitement par la testostérone

1° *Propionate de testostérone en micro-cristaux.*

Nous avons d'abord utilisé une suspension de microcristaux, généralement employée pour une résorption lente.

L'animal B 91 reçut une première injection sous-cutanée le 23 août et une deuxième le 29 août. La dose introduite était d'envi-

ron 500 γ par injection. Au bout d'une semaine, on nota un début de réaction positive qui persistait encore, en l'absence de tout nouveau traitement, au bout de deux mois, ce qui s'explique par la lenteur et la continuité de la résorption.

2° *Solution huileuse de perandren.*

Ce produit avait été dilué de façon à ce que 0,1 cc. contiennent 10 gr. de substance active.

Un mâle entier (B 120) a reçu, du 7 septembre au 18 octobre, 6 injections sous-cutanées correspondant chacune à 10 γ . Il faut ici compter avec les aléas de la résorption dont la vitesse est inconnue. Cinq jours après le début du traitement, on note un début de réaction positive. Celle-ci est encore très nette, le 18 octobre, à la mort de l'animal, 18 jours après la dernière injection.

Un mâle castré, à excroissances très régressées, a reçu une seule injection correspondant à 20 γ . Deux jours plus tard, on notait un début de réaction positive.

3° *Bains de méthyl-testostérone.*

Concurremment aux injections, nous avons utilisé des bains de méthyl-testostérone, espérant que l'hormone pourrait être absorbée par la peau. Des animaux à excroissances régressées furent placés dans des bocalx contenant 100 cc. d'eau de robinet, plus une demilinguette de Perandren Ciba (= 2,5 mil.). Le fragment de linguette ne se dissout pas complètement dans cette quantité d'eau en donnant une solution saturée. En 7 jours au maximum, les *Bombina* montrent un accroissement et un brunissement des excroissances.

Par exemple, l'animal B 36, capturé le 5 août 1952, qui avait le 26 août des excroissances presque invisibles à l'œil nu (crochets minuscules et très pâles vus à la loupe), est placé le même jour dans un bain de perandren. Le 27 août, une mue se produit. Le 3 septembre, on distingue un brunissement net des excroissances qui présentent de grands crochets pigmentés, visibles à la loupe. Une nouvelle mue (6 septembre) décolore les excroissances, mais déjà deux jours après les crochets redeviennent grands et pigmentés. Une troisième mue (17 septembre) modifie peu les brosses copulatrices qui montrent le 19 septembre de grands crochets noirs. On étudie histologiquement un fragment prélevé avant le traitement et un autre après. Tandis que le 26 août il n'y a que des crochets rares, minus-

cules et non pigmentés, on observe le 17 septembre des crochets bien noirs, plus saillants que ceux des témoins, bien qu'il y ait eu une mue deux jours avant. Les glandes sont plus grandes et l'épithélium est plus élevé que chez les témoins. Le traitement a donc exercé une action positive certaine.

C. Autres traitements androgènes

1. Solutions huileuses d'androstérone et d'androsténione.

Le mâle entier B 130, auquel on avait implanté des testicules en surnombre sans résultat, reçoit une solution huileuse d'*androstérone*: quatre injections correspondant chacune à 10 γ , les 24, 26 et 31 septembre et le 3 octobre.

Le 28 septembre, après deux injections, on note un début de réaction positive qui persiste jusqu'au 19 octobre. L'animal meurt le 25 octobre: les excroissances sont à nouveau régressées.

Le mâle entier B 133 reçoit, entre le 1^{er} et le 9 octobre, une injection de 10 γ d'androsténione en solution huileuse et une deuxième injection de 20 γ . Une réaction positive est observée 8 jours après la première injection et s'observe encore le 31 octobre.

Les androgènes sont donc capables, aux doses utilisées, de provoquer une réaction positive au niveau des excroissances. C'est le propionate de testostérone qui est certainement le plus actif.

2. Perandren et A.C.T.H.

Puisque la testostérone d'une part et l'A.C.T.H. de l'autre agissent dans le même sens sur les excroissances, il était indiqué de combiner les deux traitements.

Un mâle entier B 121 reçut d'abord, du 7 septembre au 6 octobre, 6 injections correspondant chacune à 10 γ de perandren en solution huileuse et 6 injections de Cibacthen. Au bout de quatre jours, après deux injections, la réaction des excroissances était nettement positive. Le 31 octobre, la réaction était encore forte. C'est le traitement le plus efficace, dans la série des androgènes.

3. Autres traitements.

Un mâle normal a reçu, du 15 au 28 octobre, 5 injections de 20 γ chacune d'une solution huileuse de *déhydro-isoandrosterone*. On nota un début de réaction positive le 19 octobre. Cette réaction persista à la mort de l'animal, survenue le 31 octobre.

Un mâle entier B 132 a reçu, en 5 injections, une dose totale de 200 γ d'*homoestrol*; ce traitement n'a eu aucun effet sur les excroissances.

L'*urine de femme enceinte*, simplement filtrée et ajoutée à l'eau des cristallisoirs (10 cc. d'urine pour 250 cc. d'eau), utilisée du 19 juin au 7 juillet, n'a exercé aucune action sur les animaux à excroissances régressées.

De même, l'injection intrapéritonéale d'un *prolan* d'urine de femme gestante, du 18 juillet au 11 août (dosetotale correspondant à 10 cc.³ d'urine) n'a donné aucun résultat.

Des *Bombina* ont été nourris avec une pâte contenant de l'hormone thyroïdienne sous forme de *Thyranon* et n'ont présenté aucune modification de leurs excroissances régressées. Quelques essais effectués avec une préparation de thyrotrope et une de somatotrope ont donné des résultats incertains qui devront être repris avec des hormones plus purifiées.

CHAPITRE V

ESSAIS DE MASCULINISATION DE FEMELLES

L'apparition des caractères sexuels secondaires mâles chez le Crapaud a été obtenue par K. PONSE (1923) et, sur une plus vaste échelle, par E. WELTI (1926). Sur deux *jeunes* femelles castrées, PONSE a vu apparaître, après greffe intrapéritonéale de fragments de testicules, des excroissances identiques à celles des mâles sur les deux premiers doigts des pattes antérieures. Ce résultat fut obtenu trois à sept mois après la greffe. Par contre, des essais similaires sur femelles adultes restèrent négatifs.

WELTI a greffé intrapéritonéalement des testicules de même espèce sur 37 femelles *adultes* de *Bufo vulgaris*, castrées totalement (19 cas) ou partiellement (18 cas); il y eut en outre 5 greffes sous-cutanées dont 3 réussirent. Il y eut en tout 26 reprises des greffons. Dans sept cas seulement, cette reprise fut suivie d'une masculinisation des femelles manifestée par l'apparition des excroissances digitales, de la voix, du réflexe de l'embrassement et de l'instinct mâle. Ces caractères peuvent apparaître ensemble ou isolément.

Les premières expériences de masculinisation de *Bombina* ont été effectuées par MOSZKOWSKA (1932). Une première série de greffes de testicules sur 13 femelles ovariectomisées ne donna que des résultats négatifs, la greffe n'ayant pas été suivie d'implantations d'hypophyses destinées à supprimer la phase de dégénérescence et à faciliter la reprise des greffons. Seule, une femelle, opérée en décembre 1929, présenta, en juin 1931, une masculinisation purement physiologique, consistant dans l'acquisition du réflexe de l'embrassement et d'un faible cri.

Dans une deuxième série, deux femelles furent ovariectomisées et reçurent, en fragments, des greffes de quatre et six testicules. On implanta à la première 31 hypophyses en deux mois et demi et à la seconde 30 hypophyses en deux mois et 25 jours. La première femelle commença à pousser des cris après la 6^e implantation et la seconde après la 10^e. Les excroissances apparurent sur le pouce un peu plus tard et dans le second cas, après 23 jours de traitement.

Ces résultats furent confirmés à la suite d'implantations d'hypophyses à trois femelles porteuses de greffes de testicules depuis 8, 9 et 16 mois et qui n'avaient présenté aucun signe de masculinisation. Ici encore, les caractères physiologiques (cri, réflexe) apparurent en premier lieu; les excroissances ne se développèrent que plus tard sur le coussinet métacarpien (1 cas), sur le coussinet et les deux premiers doigts (1 cas). Enfin, chez une femelle, elles s'étendirent à la base de l'avant-bras.

A. *Greffes de testicules sur femelles.*

Nous n'avons fait qu'incidemment des greffes de testicules sur femelles de *Bombina* castrées totalement ou partiellement.

a) *Après ovariectomie unilatérale.* — Neuf femelles, ayant subi l'ablation de l'ovaire gauche, reçurent en même temps, dans la cavité péritonéale, deux à quatre testicules de *Bombina* en fragments. Les opérations furent faites entre le 21 et le 28 juillet. Les animaux reçurent, en outre, une hypophyse de *Bombina*, en implantation sous-cutanée.

Comme dans la série sans implantations de MOSZKOWSKA, les résultats furent complètement négatifs. Nous n'ignorions pas qu'il aurait fallu continuer les implantations d'hypophyses tous les deux ou trois jours. Nous ne disposions malheureusement plus d'assez

de *Bombina* ou d'autres Batraciens pour effectuer correctement cette expérience.

b) *Après ovariectomie totale.* — Trois femelles, ayant subi la double ovariectomie en septembre et reçu des greffons de testicules, ne donnèrent non plus, et pour la même raison, aucun résultat.

B. *Traitement par le Perandren*

Deux femelles, castrées bilatéralement et n'ayant pas réagi à des implantations de testicules, reçurent, en injections intra-

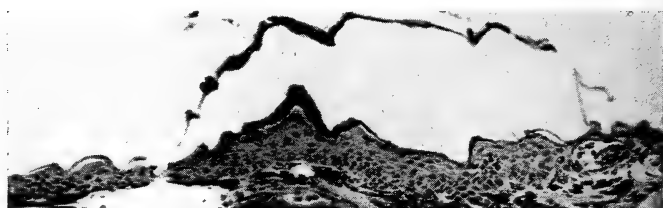


FIG. 17.

Coupe à travers la peau du dos d'une femelle masculinisée par injection de perandren. On voit un des grands crochets pigmentés de la peau du dos.

péritonéales, une dilution de perandren telle que $0,1 \text{ cc.} = 10 \gamma$. Les injections furent faites les 29 septembre, 9, 11 et 16 octobre; en 17 jours, la dose totale fut de 120γ .

Le cri a été noté chez une femelle le 11 octobre. Dès le 16 octobre, des excroissances sont présentes sous forme de beaux crochets noirs sur la callosité métacarpienne. Il n'y en a ni sur les doigts, ni sur l'avant-bras.

Des phénomènes de masculinisation identiques ont été obtenus, chez deux femelles castrées unilatéralement, à la suite d'injections de perandren huileux, effectuées du 19 octobre au 7 novembre et correspondant à une dose totale de 100γ . C'est encore sur la callosité métacarpienne seulement que se développèrent des crochets noirs.

En étudiant ces femelles masculinisées, nous avons été frappés par la présence, sur la peau du ventre et surtout au niveau de toute la surface dorsale, de volumineux crochets noirs (fig. 17), incomparablement plus gros que ceux des excroissances. Ces cro-

chets existent aussi chez les mâles normaux. Il s'agit d'un caractère sexuel secondaire qui n'a pas, croyons-nous, été signalé comme tel. Ces crochets sont présents dans les deux sexes, mais sont beaucoup plus développés chez les mâles et les femelles masculinisées. La peau donne la sensation d'un corps rugueux tandis qu'elle paraît lisse chez les femelles normales.

Nous signalerons encore que cinq femelles normales, ayant été traitées tardivement (du 25 octobre au 3 novembre) par des injections intra-péritonéales d'A.C.T.H. (dose totale: 7 unités), ont présenté le développement de crochets noirs clairsemés, uniquement à la face ventrale du corps.

Il semble, en définitive, que les processus de masculinisation de femelles soient liés au franchissement d'une série de seuils hormonaux. D'abord apparaissent les caractères physiologiques, puis les crochets de la peau ventrale et dorsale, ensuite les petits crochets des excroissances sur le tubercule métacarpien. Une observation plus longue, rendue impossible par la mort des animaux, aurait probablement permis d'obtenir le développement des excroissances sur les deux premiers doigts et peut-être (1 seul cas partiel de MOSZKOWSKA) sur les avant-bras.

CONCLUSIONS

I. Du fait de la captivité, les excroissances digitales de *Bombina* présentent une régression rapide: les papilles noires deviennent brunes, puis brun pâle et finalement grises. Ces papilles diminuent de nombre et de hauteur; elles sont bientôt rares, clairsemées. Il est possible qu'une plus grande fréquence des mues, due aux manipulations auxquelles sont soumis les animaux, soit un facteur important de décoloration: chaque mue enlève la couche cornée superficielle qui seule contient du pigment noir.

II. Ainsi que l'a vu MOSZKOWSKA, les *implantations* sous-cutanées d'*hypophyses* de diverses espèces de Batraciens (*Bombina*, *Bufo*, *Rana*, *Triton*) provoquent la réapparition des excroissances chez les animaux captifs. Il faut renouveler ces implantations tous les trois à quatre jours. Dès qu'on les cesse, la régression réapparaît.

III. Les *caractères sexuels secondaires mâles* de *Bombina* sont le cri, le réflexe de l'embrassement, les excroissances. Il faut ajouter

le développement de gros crochets noirs sur le dos, plus rares sur le ventre, qui donnent à la peau une consistance rugueuse. Les excroissances nuptiales sont constituées par un épiderme qui double de hauteur et forme des saillies ou papilles, centrées autour d'un axe dermique très mince. Ces papilles élevées, serrées les unes contre les autres, sont coiffées d'une couche cornée pigmentée de noir qui forme normalement une pointe très saillante.

IV. Lors de la *régression* consécutive à la captivité, les excroissances ne disparaissent pas entièrement, cependant l'épithélium est moins élevé; les papilles sont plus rares et peu saillantes; la couche cornée superficielle est incolore ou à peine pigmentée. La *castration* produit une régression plus complète des papilles qui sont clairsemées et deviennent incolores. Il en subsiste toujours quelques vestiges.

V. Il n'a pas été possible de déterminer par quel mécanisme la « *captivité* » provoque la régression des caractères sexuels secondaires. Même les animaux bien nourris la présentent. Pensant qu'une dépression de l'hypophyse pourrait être liée à une insuffisance de chaleur ou d'éclairement — comme cela se produit dans le cas du Canard étudié par M. J. BENOÎT — nous avons maintenu des *Bombina* dans une faible couche d'eau, en les soumettant à une irradiation par les rayons rouges et infra-rouges, puis à une lumière blanche continue. Le traitement n'a produit aucun résultat microscopiquement visible.

VI. Quoi qu'il en soit, la régression est manifestement liée à une insuffisance hypophysaire, ainsi que le montrent les résultats des implantations; nos essais sur ce point confirment entièrement les faits relatés par MOSZKOWSKA.

Par contre, tandis que cet auteur n'a rien obtenu par l'injection d'*extraits d'hypophyses* (lobes antérieurs) de bœuf, nous avons produit une magnifique poussée d'excroissances d'un beau noir en injectant aux *Bombina* un extrait alcalin précipité par l'alcool. Les papilles sont souvent plus hautes, plus serrées que chez les normaux, à la même époque, dans la nature. Le traitement fait réapparaître le cri et le réflexe: les animaux cherchent constamment à s'accoupler.

Un extrait de lobes postérieurs d'hypophyses de bœuf (glande épuisée par l'acétone) a donné des résultats identiques, mais à dose plus faible. Il semble que les hormones actives, produites par le lobe antérieur, s'accumulent dans le lobe postérieur.

L'action de ces extraits met hors de doute que les hypophyses implantées agissent par les hormones libérées au cours de leur résorption.

VII. De même que les implantations d'hypophyses, les extraits de lobes antérieurs et postérieurs agissent aussi sur les castrats. Toutefois, la réponse reste toujours plus discrète.

VIII. En présence des résultats des traitements hypophysaires (implantations et extraits) on pense naturellement à une intervention de l'hormone gonadotrope qui, en stimulant la sécrétion interne des testicules, accroîtrait la production d'hormone mâle. Il convient de se souvenir que MOSZKOWSKA a montré que les implantations d'hypophyses agissent sur les greffons de testicules, en réduisant considérablement la phase de dégénérescence et en facilitant la reprise. Une action de même ordre doit s'exercer sur les glandes en place.

Nous avons d'abord abordé ce problème en essayant de produire une *surmasculinisation*, en implantant dans le péritoine d'animaux normaux, deux à six testicules supplémentaires de *Bombina*, destinés non à se greffer, mais à être résorbés. La libération escomptée d'hormone mâle n'a produit aucun effet.

Nous avons alors effectué des traitements par des *hormones mâles synthétiques*: testostérone, perandren huileux en injections; méthyl-testostérone sous forme de bains. Nous avons utilisé également l'androstérone, l'androsténione. Tous ces produits ont donné, plus ou moins marqué, un résultat positif chez les mâles régressés et aussi chez les castrats.

IX. Cependant il ne serait pas satisfaisant de faire appel uniquement à l'intervention de l'hormone gonadotrope. Il convient de ne pas oublier que les traitements hypophysaires sont, en effet, actifs sur les animaux privés de leurs testicules. La comparaison avec le cycle d'autres Batraciens anoures, en particulier de celui du Crapaud si bien étudié par K. PONSE (1923), montre que, dans ce cas, la castration pratiquée pendant l'automne, l'hiver et le printemps n'a pas d'effet immédiat. Les excroissances déjà formées persistent chez les castrats. Elles subissent, comme celles des normaux, une régression graduelle au cours de l'été; le seul résultat certain est qu'elles ne réapparaissent pas dans la période de fin juillet à août, époque où un nouveau cycle commence. Ces observations montrent que si l'hormone mâle est indispensable au début

du cycle en sensibilisant les territoires des excroissances, elle n'intervient pas ou n'agit que faiblement pendant une longue période, où les excroissances persistent malgré la castration.

X. C'est pourquoi nous avons pensé que le maintien des excroissances pouvait être lié aux sécrétions du cortex surrénalien dont on connaît les effets andromimétiques.

La régression due à la captivité pourrait être due à une insuffisance de l'hormone corticotrope (A.C.T.H.) et, par voie de conséquence, des corticoïdes à effet masculinisant.

Pour vérifier cette hypothèse, nous avons traité les animaux régressés par des injections de corticotrope (Cibachthen). Les résultats ont été très nets: on provoque une récupération des excroissances, au moins aussi marquée qu'après emploi des hormones mâles synthétiques. L'effet a été positif également chez les castrats.

XI. Pour compléter ces recherches, nous avons utilisé directement des extraits du cortex de surrénales de bœuf. Un extrait hydro-alcalin, semblable à celui qu'a employé D. HODLER (1937) sur le Cobaye est resté complètement inactif. Aussi avons-nous utilisé des méthodes d'extraction susceptibles d'entraîner les stéroïdes corticaux. La difficulté est que tous ces extraits se sont montrés extrêmement toxiques et d'un emploi délicat.

Un extrait a été obtenu par épuisement de fragments de cortex par l'acétone et l'éther. Après évaporation de l'acétone et de la plus grande partie de l'éther, le produit a été mis en émulsion instable dans l'eau physiologique et injecté tel quel. Un autre extrait acétonique a été distillé; le produit brun, pâteux, obtenu a été utilisé sous forme d'implantation de fragments sous la peau. Les deux extraits ont donné des résultats positifs.

Nous avons enfin employé la Cortine Organon, un peu moins toxique, et qui a donné les résultats les plus nets chez les *Bombina* régressés et chez les castrats.

Ces faits montrent que les traitements corticaux suffisent, à eux seuls, à produire la récupération des caractères sexuels secondaires mâles.

XII. Toutefois, les résultats, aussi bien des implantations et extraits d'hypophyses que des extraits de cortex surrénalien, étant toujours plus faibles chez les castrats, le fait montre qu'on ne peut exclure une intervention de l'hormone mâle.

Nous pensons, en conséquence, que les excroissances nuptiales sont liées à une *double détermination* par l'hormone mâle et par les stéroïdes surrénaliens. Le mécanisme de la régression paraît lié, en définitive, à une insuffisance hypophysaire qui peut conduire, par la voie gonadotrope, à une carence en hormone mâle et surtout par la voie corticotrope, à une diminution des stéroïdes surrénaliens masculinisants.

Nous avons vérifié ce point de vue en traitant simultanément les animaux par la testostérone et par l'A.C.T.H. L'action a été la plus puissante que nous ayons obtenue.

XIII. Nous avons pratiqué des essais de *masculinisation* de femelles. MOSZKOWSKA avait obtenu des résultats très nets en greffant à des femelles castrées des testicules de *Bombina* et en implantant régulièrement des hypophyses (jusqu'à 40 et plus). Ce double traitement fit apparaître le cri, le réflexe, des excroissances sur le coussinet métacarpien et, dans quelques cas, sur les deux premiers doigts et même à la base de l'avant-bras.

Nos greffes de testicules sur femelles sont restées sans effet, ce qui ne saurait étonner, car nous ne disposions pas des hypophyses nécessaires pour effectuer des implantations.

Nous avons alors traité des femelles castrées ou non par le perandren huileux. Dans celles qui survécurent, on put noter l'acquisition du cri et l'apparition de belles papilles noires sur le tubercule métacarpien, ainsi que le développement de gros crochets noirs sur la peau du dos et du ventre. La mort trop précoce des animaux empêcha d'obtenir une masculinisation plus complète.

Enfin, des femelles normales, traitées par l'A.C.T.H., ont présenté l'apparition des crochets de la peau ventrale qui paraissent représenter le premier signe de la masculinisation.

XIV. Le développement de caractères sexuels secondaires mâles, chez les *Bombina* régressés et lors de la masculinisation, paraît correspondre à une série de *seuils* nécessitant des quantités croissantes d'hormones pour être franchis. D'abord apparaissent le cri et le réflexe, puis les crochets de la peau ventrale et de la peau dorsale; viennent ensuite les papilles cornées du tubercule métacarpien, celles des doigts et enfin celles de l'avant-bras.

AUTEURS CITÉS

- HODLER, Daisy. 1937. *Surrénales et masculinisation*. Arch. Anat. Hist. Embryol., XXIV: 1-80.
- MOSZKOWSKA, Anna. 1932. *Etudes endocrinologiques (Testicule et hypophyse) chez le Bombinator*. Bull. biol. France-Belgique, XLVI: 503-551.
- PONSE, Kitty. 1924. *L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Crapaud (Bufo vulgaris)*. Rev. suisse Zool., 31: 177-336.
- WELTI, Eva. 1928. *Evolution des greffes de glandes génitales chez le Crapaud (Bufo vulgaris)*. Auto-homo-hétérogreffes. Rev. suisse Zool., 36: 75-200.
-

TRAVAUX DE L'INSTITUT DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE ET
DE LA STATION DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE.
Directeur: Professeur E. GUYÉNOT.

Dimorphisme sexuel des glandes sous-maxillaires du Rat

Ses relations avec la thyroïde et
l'action goitrigène du soja¹

par

Pezechgpour MOSTACHFI

(avec 2 figures dans le texte)

SOMMAIRE

INTRODUCTION	540
PREMIÈRE PARTIE: <i>Le dimorphisme sexuel de la glande salivaire de la souris et du rat; exposé historique</i>	542
I. Dimorphisme sexuel chez la souris	542
1. Développement	543
2. Action des gonades	543
3. Action de l'hypophyse	545
4. Action de la surrénale	545
5. Action de la thyroïde	546
6. Actions diverses (cholestérol; rachitisme)	548
7. Facteurs physiologiques	548
II. Dimorphisme sexuel chez le rat	551
1. Résultats négatifs	551
2. Action de la thyroïde	551
3. Action de l'U F E	553
4. Action des antithyroïdiens	554
5. Action du rachitisme expérimental	554

¹ Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

DEUXIÈME PARTIE: <i>Recherches sur la glande salivaire du rat</i> . .	554
I. Dimorphisme sexuel de la glande salivaire	554
1. Rats de 4 à 7 mois	555
2. Rats de plus de 7 mois	556
II. Etablissement du dimorphisme sexuel de la glande salivaire.	560
III. Action de la castration (rats mâles et femelles)	563
IV. Action de l'hypophysectomie	565
V. Action de la surrénalectomie	566
TROISIÈME PARTIE: <i>Action du soja</i>	567
I. Effet d'un aliment goitrigène, le soja, sur la sous-maxillaire du rat	567
II. Tractus génital de rats soumis au régime du soja pur . .	570
III. Action de la sous-alimentation	571
IV. Action d'une nourriture riche, composée partiellement de soja	573
V. Conclusions	576
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	578
BIBLIOGRAPHIE	581

INTRODUCTION

Les goitres hypofonctionnels, dont l'aspect histologique est celui d'une thyroïde activée par l'action de l'hormone thyroïdienne, sont connus depuis longtemps. Ces formes de goitres sont souvent provoquées par l'action des substances dites goitrigènes ou anti-thyroidiennes qui se trouvent dans certains aliments. Ainsi en 1927 CHESNAY, CLAWSON et WEBSTER ont découvert l'action goitrigène des choux cuits chez le lapin. Depuis, on connaît une foule de plantes telles que certaines Crucifères, Ombellifères et Composées contenant des principes goitrigènes. Ces derniers sont pour la plupart formés de thiocyanates, d'isocyanates et de thiodérivés.

La thyroïde vis-à-vis de ces substances présente les réactions suivantes:

- 1) hyperhémie intense,
- 2) décharge de colloïde avec surcharge de gouttelettes colloïdes transitoire,
- 3) hypertrophie cellulaire,
- 4) apparition de boules structurées dans les cavités des vésicules,
- 5) collapsus des vésicules.

Pendant la guerre, M^{lle} Ponse s'aperçut que tous les rats et hamsters de la Station de zoologie expérimentale de Genève présentaient à l'autopsie d'énormes goitres du type parenchymateux. Elle attribua ce fait à l'influence d'une nourriture composée en grande partie de graines de soja broyées qui remplaçait les farines nutritives rationnées à cette époque-là. De plus, M^{lle} Ponse a trouvé que les glandes salivaires de ces animaux montraient un aspect femelle de la répartition des acini séreux. Aussi m'a-t-elle suggéré d'entreprendre l'étude de l'action goitrigène du soja chez le rat. Au cours de ces recherches, le dimorphisme de la glande salivaire serait examiné afin de mettre en évidence la réaction de cette dernière en rapport avec l'hypofonctionnement thyroïdien. Nous connaissons en effet les travaux de LEBLOND et RAYNAUD sur l'action de la thyroïde dans le développement et la répartition des tubes séreux de la glande sous-maxillaire du rat.

Le dimorphisme sexuel de la glande salivaire, bien connu chez la souris, est encore discuté chez le rat. C'est pourquoi, sur la proposition de M. Guyénot et de M^{lle} Ponse, j'ai repris ce sujet dans mes expériences en vérifiant l'âge de la différenciation et l'action des gonades dans le développement de la glande sous-maxillaire chez les rats des deux sexes.

Je remercie M. le professeur Guyénot, directeur de la Station de Zoologie expérimentale, qui a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire, m'a fourni le matériel et les moyens de recherche en me faisant bénéficier notamment d'une partie des crédits mis à sa disposition par la Donation G. et A. Claraz. Je lui exprime ma gratitude pour l'intérêt avec lequel il a suivi la marche de mon travail et pour le soin qu'il a pris de lire et de corriger mon manuscrit.

J'adresse mes vifs remerciements à M^{lle} le professeur K. Ponse qui a inspiré ce travail et n'a cessé de s'intéresser activement à mes recherches.

PREMIÈRE PARTIE

LE DIMORPHISME SEXUEL DE LA GLANDE SALIVAIRE DE LA SOURIS ET DU RAT (exposé historique)

La sous-maxillaire est une glande mérocrine, mixte, composée d'éléments séreux et muqueux. La partie séreuse comprend des tubes plus ou moins allongés dont les cellules sont cubiques avec un protoplasme chargé de granules de sécrétion et quelquefois des striations protoplasmiques à la zone basale. Les noyaux sont souvent en croissant, aplatis et repoussés au pôle basal des cellules (fig. 2 C).

Les acini muqueux sont plus courts et plus ramifiés, formant des culs-de-sac qui se touchent. Les cellules sont moins volumineuses que celles des tubes séreux et renferment des granules muqueux. Les noyaux occupent le tiers basal des cellules. Les canaux excréteurs sont revêtus par un épithélium cylindrique stratifié, renfermant des noyaux ronds et centraux; une épaisse couche de conjonctif est visible autour de chaque canal. Enfin, le segment intermédiaire des tubes excréteurs est tapissé par des cellules cubiques basses contenant des noyaux ronds, centraux et quelquefois des granules de sécrétion. Les canaux forment des conduits assez larges et souvent remplis de sécrétion.

I. DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LA SOURIS

LACASSAGNE, en 1940, découvre le dimorphisme (poids et structure histologique) de la glande sous-maxillaire des souris mâle et femelle. Il remarque, dans le *type mâle*, une prédominance des tubes séreux hypertrophiés, remplis de granulations et dont les noyaux occupent le tiers externe des cellules, tandis que les acini muqueux sont réduits, leurs cellules claires et vacuolisées; le poids

total de la sous-maxillaire et de la rétrolinguale est de 65 mg., et le diamètre moyen des tubes $47\ \mu$ (chez les souris mâles de 20 g.).

Le *type femelle* présente une prédominance des acini muqueux. Le poids total de la glande est égal à 48 mg. et le diamètre moyen des tubes est de $37\ \mu$ (chez les souris femelles de 20 g.).

D'autre part, le même auteur a remarqué l'existence de certains éléments sécréteurs parmi les conduits externes intralobulaires de la rétrolinguale, chez la souris mâle, qui sont absents chez la souris femelle et chez le mâle castré.

1. DÉVELOPPEMENT.

L'établissement du dimorphisme sexuel chez la souris n'est appréciable que quinze jours après la naissance (LACASSAGNE, 1940).

J. CHAULIN-SERVINIÈRE, en 1942, étudia de plus près ce sujet. Au 20^{me} jour, l'aspect de la glande est encore identique dans les deux sexes. Au 25^{me} jour, les grains de sécrétion apparaissent. Vers le 30^{me}-40^{me} jour, les tubes sécréteurs offrent des aspects variés. Cette variabilité se trouve aussi dans le contenu des cellules tubulaires. (La disparition des stries protoplasmiques et la position basale des noyaux chez le mâle ne se présentent qu'au 60^{me} jour.)

Enfin, la position définitive des noyaux et le poids de la glande, ainsi que la différence pondérale de celle-ci dans les deux sexes, se remarquent du 45^{me} au 60^{me} jour (HARVEY, 1952).

2. ACTION DES GONADES.

Action de la castration sur la souris mâle et femelle.

Chez la souris femelle castrée à l'âge de 3 mois, le développement des tubes séreux de la glande sous-maxillaire devient considérable et présente l'aspect mâle. Neuf mois après la castration, les souris femelles possèdent des glandes salivaires qui pèsent environ 80 mg. et le diamètre moyen des tubes est de $48\ \mu$ (J. CHAULIN-SERVINIÈRE, 1942).

Ce développement est lent et ne commence que trois à quatre mois après l'opération. Notons encore que le rapport tubuli/acini, chez ces femelles castrées, augmente à 1,87 (témoins 0,58) (M^{me} J. RAYNAUD, 1943). Il faut encore considérer la possibilité d'un ratatinement des acini muqueux.

Chez la souris mâle castrée, au contraire, on assiste à une atrophie de la glande sous-maxillaire qui porte surtout sur la partie tubuleuse. Les souris mâles âgées de 5 mois, castrées depuis 2 mois, présentent un diamètre moyen des tubes sécréteurs de $31\ \mu$ (LACASSAGNE, 1940).

Réaction de la gestation.

Chez la souris gravide, le développement des tubes est plus marqué que chez la souris femelle vierge (LACASSAGNE, 1940).

Chez ces animaux gravides, la glande sous-maxillaire présente un aspect intermédiaire entre le type mâle et le type femelle.

	Mâle adulte	Femelle adulte	Mâle castré	Femelle gestante
Diamètre moyen des tubes . .	49 μ	35 μ	31 μ	42 μ

*Action des hormones sexuelles mâle et femelle sur
la glande sous-maxillaire de la souris.*

L'hormone mâle provoque l'hypertrophie des tubes séreux de la glande sous-maxillaire dans les souris des deux sexes. Sur cinq souris de 4 à 5 mois, de même lignée, l'injection hebdomadaire de 50 γ de benzoate d'œstrone, pendant quatre mois, diminue le poids de la sous-maxillaire jusqu'à 46 mg. et le diamètre moyen des tubes s'abaisse à $38,5\ \mu$; il y a diminution du nombre des granulations; les cellules mesurent $16\ \mu$ de hauteur.

L'injection de 2,5 mg. de propionate de testostérone à ces mêmes animaux fait augmenter le poids de la sous-maxillaire à 67 mg. et le diamètre des tubes à $55\ \mu$ (LACASSAGNE, 1940). Le propionate de testostérone, par injection à fortes doses, est capable de provoquer une augmentation du diamètre des tubuli et une production des granules de sécrétion allant jusqu'au stade caractéristique du mâle adulte, aussi bien chez les mâles que chez les femelles de 30 jours (HARVEY, 1952).

Cette action de l'hormone androgène s'exerce sans aucun intermédiaire. Cela est mis en évidence grâce à une expérience de

Mme J. RAYNAUD (1950). L'injection directe, au moyen d'une aiguille fine en verre, dans la glande sous-maxillaire droite d'une souris femelle, de propionate de testostérone pendant quatre à cinq mois provoque l'hypertrophie des tubes séreux (épithélium haut et gonflé), tandis que l'autre glande n'est pas changée, ce qui montre que l'effet de l'hormone mâle sur cette glande est direct et non pas secondaire.

Diamètre des tubes de glandes injectées en μ :

56,3	54,9	51,6	53,8	47,5
------	------	------	------	------

Diamètre des tubes de glandes non injectées en μ :

39,5	39,1	38,7	41,7	35,8
------	------	------	------	------

3. ACTION DE L'HYPOPHYSE.

L'hypophysectomie sur la souris cause une atrophie très poussée en peu de temps; le 6^e jour après l'opération, la glande sous-maxillaire pèse 23 mg. et le diamètre moyen des tubes est de 27 μ . Cette atrophie peut être corrigée par une série d'injections de propionate de testostérone à raison de 2,5 mg. par jour (LACASSAGNE et CHAMORRO, 1940).

Action gonadotrope hypophysaire.

L'action gonadotrope du sérum de jument gravide exerce une action masculinisante sur la glande sous-maxillaire et la zone X chez la souris femelle hypophysectomisée (CHAMORRO, 1943).

Cette expérience est négative sur la souris castrée, ce qui prouve que c'est bien grâce à la sécrétion d'androgènes par les ovaires (action du PMS) que la masculinisation de la glande sous-maxillaire s'effectue.

4. ACTION DE LA SURRÉNALE.

L'injection de l'acétate de désoxycorticostérone à des souris mâles castrées n'exerce aucune action sur la glande sous-maxillaire atrophiee (par la castration) ni sur le tractus génital, ni sur la zone X réapparue dans les surrénales (CHAMORRO, 1942). Ce fait n'a rien d'étonnant, et ce serait plutôt l'action d'un glucocorticoïde tel que la cortisone qu'il faudrait étudier.

La désoxycorticostérone ne montre aucun caractère androgène. Cependant la régression des tubes séreux dans la glande sous-maxillaire des souris castrées et surrénalectomisées est beaucoup plus accentuée que celle des témoins seulement castrés (J. RAYNAUD, 1947). Mais cette atrophie n'est jamais si forte que chez les hypophysectomisées. L'injection d'acétate de désoxycorticostérone ne modifie nullement la glande sous-maxillaire atrophiée de ces animaux.

D'après HOWARD, les surrénales interviendraient sur la glande sous-maxillaire par la voie du métabolisme général.

5. ACTION DE LA THYROÏDE.

C'est seulement en 1950 que l'action de la thyroxine sur le développement de la glande sous-maxillaire de la souris a été examinée.

L'injection de thyroxine, à raison de 40 γ par jour pendant 10-15 jours, à des souris mâles et femelles castrées depuis trois mois, provoque une augmentation de poids de la sous-maxillaire ainsi que l'hypertrophie de la glande. Cette expérience a été faite par M^{me} J. RAYNAUD en 1950; en voici les résultats:

Traitement	Poids de de l'animal	Poids des sous- maxillaires	Diamètre des tubes
	g.	mg.	μ
Mâles castrés	23 25,5 19,5	58 68 41,5	35,7 38,9 34,4
Mâles castrés + thyroxine . .	23,5 25,5 22,5	115 126 111	56,3 54,6 61,1
Femelles castrées	20,5 23	70 96,5	36,6 38,8
Femelles castrées + thyroxine .	18 21 22	60 78,5 79,5	47,7 45,9 56,8

Cette hypertrophie est accompagnée d'une augmentation d'activité amylasique. Autrement dit, il y a masculinisation de la glande sous-maxillaire. Cependant les vésicules séminales sont toujours atrophiées; cela ne provient donc pas d'un effet androgène.

Nous savons d'autre part que l'injection de thyroxine provoque l'hypertrophie de la surrénale. On pourrait dès lors penser que la thyroxine agit par voie surrénalienne. Dans ce but M^{me} RAYNAUD, en 1950, injecta de la *thyroxine à des animaux à la fois castrés et surrénalectomisés*: elle constata que la stimulation des tubes a quand même lieu et que la supposition précédente ne peut être retenue.

Thyroïdectomie.

La thyroïdectomie cause une atrophie rapide et considérable de la sous-maxillaire (AVRY L. et GABE M., 1950).

Quatre semaines après la thyroïdectomie, le poids de la sous-maxillaire tombe à 30% et le diamètre moyen des tubes n'est plus que de 35 μ chez la souris mâle (diamètre moyen des témoins égal à 50 μ).

L'injection quotidienne de 0,25 mg. de thyroxine pendant six jours à ces animaux fait réapparaître l'aspect normal de la glande.

Il est utile de remarquer que, pendant toutes ces expériences, aucune modification n'est manifeste ni dans les surrénales, ni dans le tractus génital.

Nous noterons de plus que *cette atrophie est plus rapide que chez la souris mâle castrée*. Les auteurs mentionnés concluent que l'atrophie de la sous-maxillaire après la castration chez la souris mâle est une conséquence de l'hypofonctionnement thyroïdien, car la castration entraîne une atrophie lente de la thyroïde.

Ces auteurs, d'autre part, ont effectué des injections de 0,25 mg. de thyroxine pendant 5 jours à des souris femelles et ont observé une augmentation du rapport tubuli/acini à 0,81; le diamètre moyen des tubes a passé de 35 μ à 45 μ .

Si à ces injections on associe 5 injections de 0,1 mg. de benzoate de dihydrofolliculine, l'hypertrophie n'a pas lieu. Donc il existe un effet *antagoniste entre thyroxine et hormone œstrogène*.

6. ACTIONS DIVERSES. (cholestérol; rachitisme)

A) *Action du cholestérol.*

En 1947, FEYEL-CABANES, frappé de l'effet de la testostérone sur la sous-maxillaire de la souris mâle castrée ainsi que par l'effet analogue du sérum de jument gravide, eut l'idée de vérifier l'action d'un stérol quelconque sur cette glande. En effet, il trouva que l'administration de cholestérol à raison de 500 γ par jour pendant 10 jours à des souris mâles castrées corrige l'atrophie des tubes. Cependant cette hypertrophie n'est pas aussi marquée que celle produite par une dose 5 fois moindre de propionate de testostérone; même résultat chez les souris femelles normales et castrées.

Il conclut dès lors que ce n'est pas en tant qu'androgène que la testostérone agit, mais en tant que stérol.

En 1948, M^{me} RAYNAUD reprend ces travaux et montre que 0,5 à 2 mg. de cholestérol dans l'huile d'olive, donnée à des souris mâles et femelles castrées, ne modifie nullement les glandes salivaires, tandis que les mêmes animaux traités par la testostérone montrent une hypertrophie très marquée de la glande salivaire; c'est donc bien comme androgène et non pas en tant que stérol que la testostérone agit sur la glande sous-maxillaire.

B) *Action du rachitisme expérimental.*

Le régime rachitigène pendant un mois diminue considérablement le rapport tubuli/acini, qui s'abaisse à 0,20 (témoins 0,66), ainsi que le diamètre moyen des tubes: 41 μ (témoins 51 μ). Le poids de la glande par rapport au poids du corps ne change pas; ni le tractus génital ni les surrénales ne montrent de changements, tandis que naturellement la thyroïde présente un épithélium aplati et une colloïde abondante et acidophile (ARVY et M. GABE, 1950).

7. FACTEURS PHYSIOLOGIQUES.

A. *Activités amylasique et protéasique.*

De même que la structure histologique de la glande sous-maxillaire de la souris mâle et femelle est différente, de même

leur teneur en protéase est dissemblable chez les deux sexes (JUNQUEIRA, 1948). Mais ce dernier auteur donne une valeur égale à la teneur amylasique de la glande chez le mâle et la femelle.

En 1949, l'expérience a montré à M^{mes} J. RAYNAUD et REBEYROTTE qu'une quantité égale de salive, à partir de l'amidon, libère une quantité beaucoup plus considérable de glucose chez le mâle que chez la femelle (228 g. pour le mâle et 177 g. pour la femelle). On constate que la salive des souris femelles a une action de 50 % moindre que celle des mâles.

Ces expériences ont été effectuées sur la salive prélevée sur 10 souris mâles et 9 souris femelles; un poids égal de salive a été ajouté à une solution d'amidon à 20 ‰, ensuite on fit une défécation cadmique et un dosage du glucose libéré par la méthode de réduction du ferri-cyanure de K.

Ces auteurs ont vérifié l'effet du propionate de testostérone sur 10 souris femelles recevant chacune 0,5-1 mg. par jour pendant un mois. Ces expériences ont été répétées trois fois et les résultats sont indiqués dans le tableau suivant:

Quantité en milligrammes de glucose libéré pour 100 mg. de salive.

	Mâle	Femelle	Femelle + testostérone
1 ^{re} expérience	200	118	157
2 ^e expérience	167	82	132
3 ^e expérience	181	77	145

Ces auteurs ont mesuré également l'activité amylasique de l'extrait de la glande salivaire, en broyant la même quantité de glande fraîche prélevée sur les souris mâles et femelles et sur des femelles traitées par 27 mg. de propionate de testostérone plus $\frac{1}{2}$ cm³ d'eau physiologique. On mesure l'activité amylasique par la quantité de glucose produite par la méthode mentionnée ci-dessus.

Il en résulte que les mâles et les femelles recevant l'hormone mâle donnent les mêmes réponses, mais les femelles normales donnent une réponse beaucoup plus faible.

Cette expérience a été répétée deux fois, et voici les résultats :

Quantité en milligrammes de glucose libéré pour 100 mg. de salive.

	Mâle	Femelle	Femelle + testostérone
1 ^{re} expérience	239	139	210
2 ^e expérience	263	220	268

Donc l'intensité de l'activité amylasique chez les souris mâles est liée à l'action de l'hormone testiculaire.

B. *Activité phosphatasique.*

NOBACK et MONTAGNA, en 1947, décrivent l'activité intense de la phosphatase alcaline et l'activité modérée de la phosphatase acide dans la glande acineuse chez la souris mâle. L'activité phosphatasique acide et alcaline est faible dans la glande tubuleuse.

JUNQUEIRA et RABINOVITCH et FAJER, en 1948, parlent d'« une variation sexuelle dans la répartition cytochimique et biochimique de cette enzyme ». Ces auteurs remarquent des granulations apicales des cellules de la région tubulaire qui contiendraient des phosphatases acides. Et la phosphatase alcaline existerait d'une façon diffuse.

En 1949, M^{me} J. RAYNAUD et SOULAIRAC étudient plus en détail la répartition des phosphatases dans la glande sous-maxillaire des souris des deux sexes, dans le but de vérifier si un dimorphisme sexuel existe dans la répartition d'activité phosphatasique :

a) *Phosphatase alcaline.*

On n'observe aucun dimorphisme dans la répartition de cette enzyme ; elle est présente partout dans la glande mâle et femelle et se trouve surtout dans les noyaux.

b) *Phosphatase acide.*

On trouve une activité légèrement plus forte dans la glande tubuleuse du mâle (au niveau de la partie apicale des cellules). Mais cependant on ne peut pas parler d'un dimorphisme de l'activité phosphatasique.

II. DIMORPHISME SEXUEL CHEZ LE RAT

Dans ce chapitre, il faut mentionner le nom de HAMMETT qui, en 1923, trouva que, chez les rats mâles de 150 jours, la glande sous-maxillaire est plus lourde que chez les femelles de même âge. Cet auteur a remarqué aussi que cette différence n'est pas encore sensible chez les rats de 100 jours. Malheureusement, il n'a pas eu l'idée d'étudier l'histologie de cette glande.

En 1940 LACASSAGNE a étudié la glande sous-maxillaire du rat; il trouve un dimorphisme sexuel beaucoup moins marqué que chez la souris, le diamètre moyen des tubes chez le rat mâle est égal à $40\ \mu$ et chez la femelle à $39\ \mu$; en injectant deux fois par semaine de la testostérone (12,5 mg.) à des femelles, le diamètre des tubes augmente à 51-53. L'existence du dimorphisme sexuel chez le rat a été confirmée par TAILLARD et VEYRAT (1947).

1. RÉSULTATS NÉGATIFS.

Cependant, GABE, en 1950, prétend qu'il n'y a *aucun dimorphisme sexuel dans la glande sous-maxillaire du rat*. De plus, cet auteur nie l'influence des androgènes sur le développement de la partie tubuleuse de cette glande chez le rat, en se basant sur l'expérience suivante: l'injection de 0,001 g. de catéchine (Vit. P) pendant 15 jours à des rats albinos cause une atrophie marquée des tubes séreux de la sous-maxillaire, tandis qu'aucun changement n'a été observé dans le tractus génital.

2. INFLUENCE DE LA THYRÔÏDE.

HAMMETT, en 1923, trouve que les *rats* thyroïdectomisés présentent des glandes salivaires atrophiques dans les deux sexes; malheureusement cet auteur se réfère uniquement au poids de la glande et non à l'aspect histologique.

LEBLOND et GRAD, en 1948, ont étudié la glande sous-maxillaire chez le rat thyroïdectomisé et l'influence de l'hormone thyroïdienne.

Quatre mois après la thyroïdectomie, on remarque l'atrophie

des tubes séreux et la diminution de poids de la glande; le fait est plus accentué chez les femelles que chez les mâles.

L'administration de 15 μ de dl Na thyroxine pendant 15 jours par injection sous-cutanée et quotidienne corrige cette atrophie.

Une année plus tard, ces deux auteurs étudient l'effet simultané des hormones androgènes et thyroïdiennes sur la partie tubuleuse de la sous-maxillaire de ces animaux:

- I. Six groupes de rats ont jeûné et ont été sacrifiés à des intervalles de 2 – 8 – 30 – 120 heures, après le dernier repas. Ceux qui avaient jeûné 120 heures présentaient une diminution sensible des diamètres des tubes et de la granulation.
- II. Seize mâles et 9 femelles furent thyroïdectomisés; un certain nombre reçurent deux injections par jour de 7,5 de dl Na thyroxine pendant 2 semaines. Voici le résultat:

Diamètre	Témoins	— th.	— th. + thyroxine
Tubes chez les femelles (μ) . .	42,3	33,5	37,7
» » » mâles (μ) . . .	45,8	38,7	43,9

- III. Quatre groupes de rats mâles furent castrés et thyroïdectomisés:

un groupe *a*) a reçu des injections de testostérone pendant 47 jours;

un groupe *b*) a reçu des injections de thyroxine pendant 47 jours;

un groupe *c*) a reçu des injections de testostérone plus thyroxine pendant 47 jours.

Voici le poids de la glande des trois groupes comparés aux témoins:

	Témoins	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
Poids de la sous-maxillaire en mg.	350	366	436	536

Donc, d'après ces auteurs, la testostérone seule *a)* n'a que peu d'effet sur la glande sous-maxillaire du rat. La thyroxine seule *b)* exerce une action sensible surtout sur le nombre des cellules. Mais le traitement combiné *c)* des deux hormones rétablit le nombre des cellules aussi bien que la grandeur des tubes, les granulations et le poids de la sous-maxillaire.

GABE, en 1950, a vérifié l'action de la *thyroxine sur la glande sous-maxillaire du rat hypophysectomisé*. Chez le rat hypophysectomisé depuis un mois, la glande sous-maxillaire perd 50% de son poids. Cette atrophie porte surtout sur la partie tubuleuse de cette glande. Le rapport tubuli/acini tombe à 0,15 et le diamètre des tubes à 18-25 μ .

A la suite de l'injection de 0,5 mg. de thyroxine à ces animaux, pendant 10 jours, la glande sous-maxillaire retrouve son aspect et son poids normaux (rapport tubuli/acini = 0,60 et diamètre des tubes = 46 μ).

Il est utile de signaler qu'après ce traitement aucun changement n'a été noté dans le tractus génital ni dans les surrénales.

3. ACTION DE L'UFE (Urine de femme enceinte).

TAILLARD et VEYRAT, en 1947, ont étudié l'effet masculinisant de l'UFE sur la glande sous-maxillaire des rats femelles.

Ces auteurs citent trois types de tubes: A, B, C.

Animaux	Diamètre des tubes	Formule tubulaire		
		A	B	C
Femelle normale	31,8 μ	63%	36%	1%
Mâle normal	39,4	6%	15%	79%
Femelle + UFE	41	7%	13%	80%
Mâle + UFE	35,5	9%	61%	30%
Femelle — 2 surr. + UFE .	35	20%	47%	33%

A = type femelle.

B = type intermédiaire.

C = type mâle.

Il semble que les auteurs aient parfois confondu les canaux excréteurs avec des tubes de type A.

La glande sous-maxillaire, sous l'action de l'UFE, montre donc une modification dans le sens mâle, soit sur les femelles normales, soit sur les surrénalectomisées. Les auteurs n'ont cependant pas de données relatives à des témoins simplement surrénalectomisés. Cette question a été reprise par M^{lle} Ponse.

4. ACTION DES ANTITHYROÏDIENS.

ARVY, DEBRAY et GABE, en 1950, administrent 0,01 g. de *thiourée* par jour (par une sonde œsophagienne); après 15-95 jours, ils remarquent une diminution de poids de la sous-maxillaire chez les rats des deux sexes. Cette atrophie porte surtout sur la glande tubuleuse; cependant aucun hypofonctionnement génital n'a été aperçu. Aussi ces auteurs n'attribuent aux androgènes aucune action sur la glande sous-maxillaire du rat mais rattachent le développement de cette glande uniquement à l'influence thyroïdienne.

5. ACTION DU RACHITISME EXPÉRIMENTAL.

ARVY et GABE, en 1950, trouvent que le régime rachitigène atrophie la partie tubuleuse de la sous-maxillaire; ce régime a été imposé à 12 rats pendant 100 jours. L'atrophie peut être corrigée grâce à un traitement par 300.000 UI de *vit. D* et par la *thyroxine*.

Ces auteurs mentionnent que les glandes génitales des animaux rachitiques ne montrent aucune modification; par conséquent, une fois de plus, ils affirment qu'il n'y a aucun dimorphisme sexuel ni aucun effet des androgènes sur la glande salivaire du rat.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHE SUR LA GLANDE SALIVAIRE DU RAT

I. DIMORPHISME SEXUEL DE LA GLANDE SALIVAIRE

Comme nous l'avons vu, en ce qui concerne le dimorphisme sexuel de la glande salivaire chez le rat, les auteurs ne sont pas d'accord. LACASSAGNE trouve que, chez le rat mâle, les tubes

séreux de la glande sous-maxillaire sont plus développés que chez les femelles, alors que GABE et ARVY s'opposant à cette idée ne notent aucune différence histologique dans la glande salivaire des deux sexes.

Pour vérifier ce qu'il en est, j'ai autopsié à plusieurs reprises trois groupes de rats mâles et femelles. La plupart de ces animaux étaient des frères et sœurs de la même portée, élevés dans les mêmes conditions, nourris avec une même nourriture; j'ai autopsié à des intervalles différents un nombre égal de mâles et de femelles. Toutes les glandes sous-maxillaires et rétrolinguales ont été prélevées de la même façon et fixées au liquide de Bouin. Voici ce qu'on remarque dans l'étude de la glande sous-maxillaire: on peut en général classer ces animaux en deux catégories, les uns âgés de 4 à 7 mois, et les autres de plus de 7 mois.

1. RATS DE 4 A 7 MOIS.

Pour la première catégorie, le rat mâle 39 et la femelle 1020, tous deux autopsiés à l'âge de 6 mois, seront comparés à titre d'exemple. Chez le *mâle* 39, le poids de l'ensemble de la sous-maxillaire et de la rétrolinguale pour 100 g. de poids du corps est de 160 mg.; la sous-maxillaire présente des tubes séreux assez développés, d'une hauteur cellulaire moyenne de 20 μ ; le diamètre moyen des tubuli est de 45 μ et, dans la plupart de ces tubes, on remarque la présence de quelques granules de sécrétion surtout dans les parties apicales des cellules. Les noyaux se trouvent à l'extrémité basale de ces dernières. Les tubes séreux sont nombreux et séparés les uns des autres par des acini muqueux assez volumineux. Le rapport des tubuli aux acini muqueux est égal à 0,18. Ce rapport a été déterminé par le dénombrement des tubes séreux et des acini muqueux dans une surface correspondant à 1000-1500 acini. Quant aux canaux excréteurs, ils sont étroits avec des lumières remplies de sécrétion et présentent par endroits des granulations.

Chez la *femelle* 1020, le poids de l'ensemble des sous-maxillaires et rétrolinguales est de 126 mg. pour 100 g. de poids du corps. Les tubes séreux sont sensiblement moins volumineux que ceux de l'animal précédent. Présentant un diamètre moyen de 36 μ et une hauteur cellulaire moyenne de 14 μ , ces acini sont munis de rares

granulations dans les régions périphériques de la glande. Les tubuli sont composés d'un nombre considérable de segments intermédiaires dont les noyaux occupent le centre ou le tiers basal des cellules. Le rapport des tubuli aux acini est de 0,17 et sa différence avec celui du mâle 39 n'est perceptible qu'à la mensuration. Les canaux excréteurs ressemblent à ceux du mâle 39.

Comparaison des valeurs numériques de la glande salivaire des femelles et mâles de 4 à 7 mois dans deux individus choisis comme exemples.

Rat	Milligrammes pour 100 g. du poids du corps	Diamètre moyen des tubuli en μ	Hauteur moyenne des cellules séreuses en μ	Tubuli/acini
Mâle 39 (6 mois) .	160	45	20	0,18
Femelle 1020 (6 mois)	126	36	14	0,17

2. RATS DE PLUS DE 7 MOIS.

Pour la deuxième catégorie, des animaux plus âgés, le mâle 1014 et la femelle 59, tous les deux autopsiés à l'âge de 14 mois, sont comparés.

Chez le *mâle* 1014, les glandes sous-maxillaires et rétrolinguales pèsent 130 mg. pour 100 g. de poids du corps. La sous-maxillaire présente des tubes séreux très gros, dont la hauteur cellulaire moyenne est de 21 μ ; le diamètre moyen des tubuli est égal à 42,7 μ . Les cellules séreuses sont très granulées avec des noyaux en croissant, repoussés vers la paroi basale. Les tubes sont très nombreux, se touchant les uns les autres, et leur rapport aux acini est de 0,46. Les canaux excréteurs sont fortement granulés et par endroits pleins de sécrétion.

Chez la *femelle* 59, le poids des sous-maxillaires et des rétrolinguales est de 146 mg. pour 100 g. de poids du corps. Les tubes séreux sont moins nombreux et moins volumineux que chez le mâle, présentant un rapport tubuli/acini de 0,20 et un diamètre moyen des tubuli de 33,6. De plus, on remarque la présence de nombreux segments intermédiaires (fig. 2 D), ce qui est très rare chez le mâle de même âge. La cytologie des cellules séreuses est assez

semblable à celle du mâle 1014, cependant les granules sont moins dispersés que chez celui-ci et sont disposés en paquet.

Comparaison des valeurs numériques de la glande sous-maxillaire des mâles et femelles de plus de 7 mois choisis comme exemple.

	Milligrammes pour 100 g. de poids du corps	Diamètre moyen des tubuli (μ)	Hauteur cellulaire moyenne (μ)	Rapport Tubuli/acini
♂ 1014 (14 mois) .	130	42,7	21	0,46
♀ 59 (14 mois) . .	146	33,6	16	0,20

TABLEAU I.

Valeurs numériques de la glande salivaire de tous les animaux sacrifiés pour cette étude.

Rat ♂	Poids % g. du corps	Haut. cellu- laire μ	Diam. des tubuli μ	Tubuli acini	Age mois	Rat ♀	Poids % g. du corps mg.	Haut. cellu- laire μ	Diam. des tubuli μ	Tubuli acini	Age mois
102	137	14,5	37,3	0,21	3	61	173	13	31	0,11	3
101	125	18	37,4	0,30	3	67	150	13	27,4	0,10	3
106	120	20	40	0,30	4	63	173	13	29	0,10	4
25	143	20	39	0,27	3½	1016	122	16	35	0,13	3
39	160	20	45	0,18	6	1020	124	14	36	0,17	6
378	161	18	39	0,30	6½	1019	117	15	35,8	0,13	6
1010	115	21	41	0,50	14	1021	115	13	30	0,14	7
1011	132	23	50	0,50	14	57	160	13	28	0,15	14
1012	120	20	45	0,51	14	60	134	13	33	0,18	14
1013	128	21,5	45	0,50	14	64	175	13	33,8	0,22	14
1014	130	21	42,7	0,46	14	59	146	16	33,6	0,20	14
						1022	131	12	29	0,10	?

En considérant l'ensemble des résultats obtenus sur ces individus, on peut conclure que le dimorphisme sexuel de la glande sous-maxillaire chez le rat est un fait certain. Mais cet hétéromorphisme chez le mâle et la femelle ne semble pas être d'ordre pondéral. Car le poids de la glande salivaire est très variable pour des sujets de même âge et de même poids. En effet, les rats mâles 1010, 1011, 1012 et 1013, qui sont des frères de la même portée et ont tous été autopsiés à l'âge de 14 mois, présentent des poids très différents en ce qui concerne l'ensemble de la sous-maxillaire et de la rétrolinguale;

il en est de même des femelles 59, 60 et 64, sœurs et âgées de 14 mois.

*Poids comparatif de la glande salivaire
des rats d'une même portée.*

Rats ♂	Poids	Milligram. % g. du corps	Rats ♀	Poids	Milligram. % g. du corps
1010	570	660	59	310	453
1011	545	720	60	300	403
1012	520	625	64	280	245
1013	573	740			

Par contre, l'image histologique de ces glandes est très semblable pour les individus de même sexe.

Le dimorphisme sexuel de la glande salivaire est perceptible avant tout par la prédominance de la partie tubuleuse chez le mâle et la différence des diamètres des tubuli (fig. 1 A et B).

*Moyennes globales des dimensions des tubes et des cellules
chez le rat mâle et femelle.*

	Diamètre moyen des tubuli en μ	Hauteur moyenne des cellules séreuses en μ	Tubuli/acini
Mâles	41,9	19	0,33
Femelles . . .	32,7	13,5	0,16

De plus, on remarque la présence d'un nombre assez fréquent de segments intermédiaires¹ chez les femelles de 14 mois, tandis qu'ils sont rares chez les mâles du même âge. Ce fait prouve que la différenciation de la sous-maxillaire chez les femelles est très lente (fig. 2 D).

Je reviendrai plus longuement sur ce point dans le chapitre consacré à l'étude du développement de la glande sous-maxillaire chez le rat.

¹ Nous appelons segments intermédiaires des tubes présentant quelques cellules non vacuolisées, cylindriques avec des noyaux arrondis, turgescents et centraux, tandis que les autres cellules sont glandulaires normales.

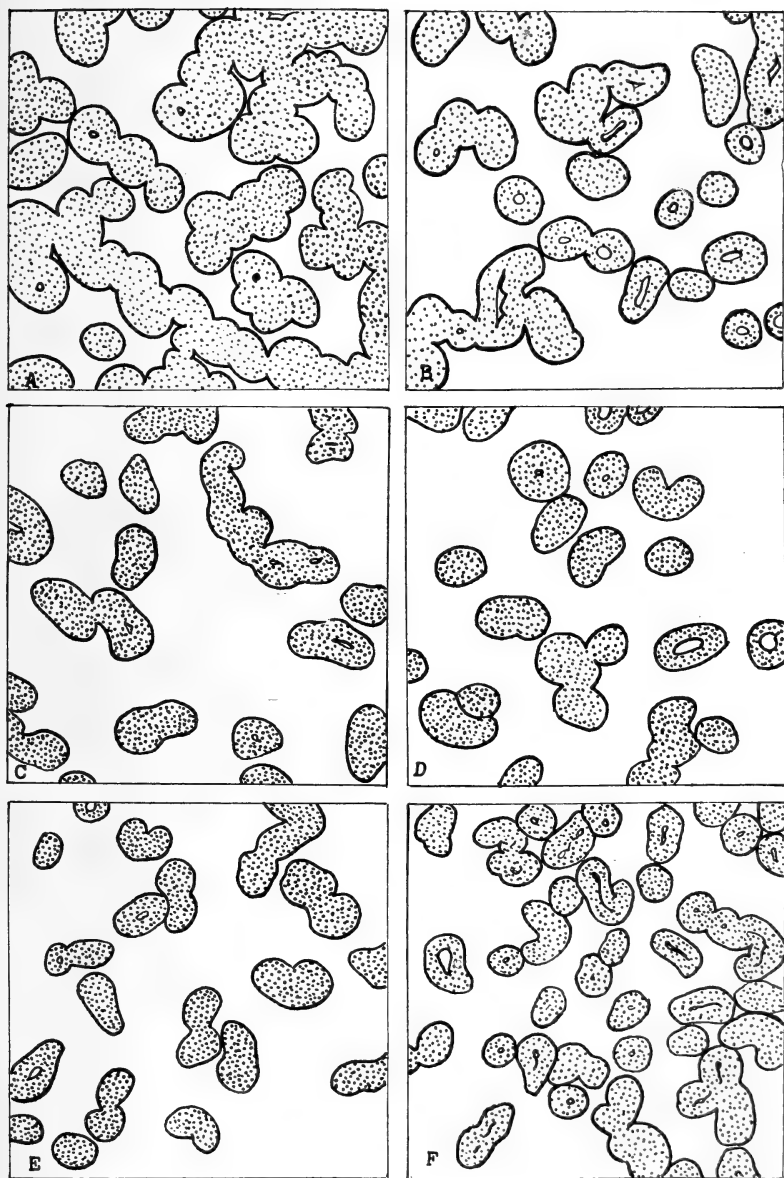


FIG. 1

Répartition de la glande tubuleuse dans la glande sous-maxillaire chez le rat.

- A. Rat mâle adulte n° 1010, témoin normal.
- B. Rat femelle adulte n° 60, témoin normal.
- C. Rat mâle castré n° 5.
- D. Rat femelle castrée n° 204.
- E. Rat mâle n° 104, nourri partiellement par le soja.
- F. Rat mâle n° 1024 d, à l'inanition depuis 18 jours.

II. ÉTABLISSEMENT DU DIMORPHISME SEXUEL DE LA GLANDE SALIVAIRE

Il est intéressant de préciser le moment où se fait la différenciation de la glande sous-maxillaire dans le sens mâle ou femelle, au cours du développement. Dans ce but, j'ai élevé deux groupes de rats, composés de 10 mâles et de 10 femelles, dans les mêmes conditions de température et de nourriture. J'ai autopsié les animaux les 21^e, 30^e, 45^e, 51^e, 56^e, 68^e jours et ainsi de suite jusqu'au 130^e jour et, chaque fois, un mâle et une femelle de même âge. Toutes les glandes salivaires ont été prélevées de la même manière, fixées dans le liquide de Bouin et colorées à l'azocarmin Mallory. Voici les résultats observés.

21 à 30 jours. Chez le mâle 18 et la femelle 19, tous les deux âgés de 21 jours, on remarque que les glandes sous-maxillaires sont tout à fait identiques; elles sont composées partout de culs-de-sac muqueux; parmi eux plusieurs canaux, en arborisation et en voie de ramification, présentant des cellules cylindriques avec très peu de protoplasme et des noyaux ronds au centre, sont collés l'un contre l'autre avec de petites lumières sans sécrétion. Le mâle 17 et la femelle 29, âgés de 30 jours, sont à peu de choses près semblables aux précédents.

45 jours. Chez le mâle 26 et la femelle 27, âgés de 45 jours, les glandes sous-maxillaires sont histologiquement semblables. Le segment sécréteur est plus volumineux que celui des précédents, avec des cellules cubiques présentant quelquefois des striations protoplasmiques vers le pôle basal. Les cellules sont encore réduites, mesurant 11 à 12 μ , renferment des noyaux ronds, centraux et se touchant. Ce segment est formé uniquement de tubes avec des lumières très larges et vides.

51-56 jours. La femelle 24, âgée de 56 jours, présente encore une glande salivaire semblable à celle de la femelle 27, tandis que son partenaire, le mâle 20, âgé de 51 jours, offre une différence remarquable dans la structure des cellules du segment sécréteur; cependant, la hauteur cellulaire, le diamètre des tubes et le rapport des tubuli aux acini muqueux restent les mêmes dans les deux sexes. La différence cytologique des tubes séreux consiste dans l'apparition

de granules de sécrétion en quantité considérable, ainsi qu'en une sécrétion limpide et peu colorable dans les lumières des tubes. Les striations basales sont encore présentes et les noyaux occupent toujours le centre des cellules.

56-65 jours. Chez le mâle 53, âgé de 56 jours, la glande tubuleuse devient plus volumineuse et plus fréquente. Le diamètre des tubuli est égal à $28\ \mu$ et le rapport tubuli/acini à 0,15. La cytologie des cellules est semblable à celle du mâle 20. La femelle 25, autopsiée à l'âge de 65 jours, possède des sous-maxillaires plus développées que les femelles précédentes. La partie tubuleuse a le même volume et le rapport aux acini muqueux est le même, mais on remarque l'apparition de granules dans les cellules et de la sécrétion dans les lumières. Les striations basales sont très fréquentes et les noyaux ont la même disposition que les précédents.

68 jours. Le rat mâle 37, autopsié à l'âge de 68 jours, présente de véritables tubes séreux pleins de granulations fortement colorées; les striations basales ont presque disparu et les noyaux commencent à émigrer, gagnant le tiers périphérique basal des cellules. Les cellules, en augmentant de volume, deviennent cubocylindriques. Les lumières des canaux excréteurs sont assez larges et remplies de sécrétion colorée en bleu pâle. Le diamètre moyen des tubes est de $30\ \mu$, et le rapport tubuli/acini est égal à 0,16, donc nettement supérieur à celui de la partenaire de même âge; toutefois il n'est pas encore équivalent à celui des mâles adultes.

77-84 jours. La femelle 67, âgée de 77 jours, présente des sous-maxillaires semblables à celles de la femelle 25; cependant la hauteur cellulaire et le diamètre moyen des tubuli sont légèrement plus élevés. Le diamètre des tubuli est encore plus large chez la femelle 61, âgée de 84 jours. Cette dernière présente, en outre, plusieurs segments intermédiaires et quelques tubes séreux proprement dits, mais peu granulés. Le mâle 56, âgé de 80 jours, montre quelques acini séreux bien développés avec des noyaux tout à fait à la périphérie et en croissant. Les cellules sont cubocylindriques et bourrées de granules de sécrétion mais il y a encore de nombreux segments intermédiaires et le rapport tubuli/acini est égal à 0,17.

Plus de 94 jours. Chez les mâles 42, 46, 58 respectivement âgés de 94, 110 et 128 jours, les tubuli augmentent de plus en plus de

volume et les rapports tubuli/acini s'élèvent progressivement. Le nombre des segments intermédiaires diminue. Les noyaux émigrent de plus en plus vers la périphérie, prenant une forme de croissant. Les femelles 63 et 57, âgées de 112 et 125 jours, ont des sous-maxillaires plus développées que la femelle précédente. Le nombre des acini augmente mais il est sensiblement inférieur à celui des partenaires mâles. Les segments intermédiaires sont très nombreux et environ trois fois plus fréquents que chez les mâles. Les granules de sécrétion sont en paquet et rares (fig. 2, C et D).

TABLEAU II.

*Etude histométrique de la glande salivaire chez le rat
en fonction de l'âge et du sexe.*

N° ♀	Age jour	Poids g.	Gl. ss-mx			N° ♂	Age jour	Poids	Gl. ss-mx		
			H μ	D μ	T/a				H μ	D μ	T/a
19	21	29	10	22	0,08	18	21	30	11	22,5	0,09
29	30	40	11	24	0,08	17	30	35	11,7	24	0,08
27	45	48	11,8	25	0,09	26	45	50	12,5	26	0,11
21	56	70	11	25	0,10	20	51	60	11	25	0,08
23	58	68	12	26	0,11	53	56	65	13	28	0,15
25	65	75	11	25	0,10	37	68	130	14,5	30	0,16
67	77	125	13	27,4	0,10	56	80	200	13,5	29,7	0,17
61	84	150	13	31	0,11	42	94	208	17	35	0,25
63	112	145	13	29	0,10	46	110	250	17	34	0,25
57	125	160	13	28	0,15	58	128	215	18,5	39	0,27

De ces résultats l'on peut conclure que la différenciation cyto-
logique de la glande sous-maxillaire commence environ le 50^e jour
par l'apparition des granules chez le mâle. La croissance des cellules
séreuses et l'envahissement des tubes séreux débutent le 56^e jour
chez le mâle; la différenciation des tubuli et la migration des noyaux
se produisent, selon mes observations, à partir du 80^e jour. Chez
la femelle, l'apparition des granules se fait le 65^e jour, la croissance
de la glande tubuleuse commence à partir du 75^e au 80^e jour. La
différenciation des culs-de-sac terminaux est beaucoup plus tardive:
elle commence du 112^e au 125^e jour. Cette différenciation se fait
beaucoup plus lentement chez la femelle que chez le mâle, de sorte
que les femelles 59, 61 et 64, à l'âge de 14 mois, présentent encore de
nombreux segments intermédiaires tandis que chez les mâles 37, 41

et 43, âgés de 230, 245 et 260 jours, les segments intermédiaires sont rares.

III. ACTION DE LA CASTRATION (rats mâles et femelles)

Dans le but de vérifier le rôle des gonades dans la différenciation des glandes sous-maxillaires du rat, une série de rats *mâles*, âgés de 30 à 45 jours, ont subi l'opération de la castration. L'autopsie a été effectuée du 3^e au 15^e mois après l'opération. Voici ce qu'on remarque à l'étude histologique de la glande salivaire. Chez le mâle 6 *b*, autopsié 107 jours après l'opération, la glande salivaire présente l'aspect trouvé dans un adulte de son âge: le diamètre des tubuli est égal à $41\ \mu$ et le rapport des tubuli aux acini est égal à 0,18. Toutefois on remarque que les tubes séreux sont moins granulés. Le mâle 4 *b*, autopsié 5 mois après l'opération, possède également des glandes sous-maxillaires du type mâle; le diamètre moyen des tubuli est de $39\ \mu$ et le rapport des tubuli aux acini 0,19. On aperçoit également la présence de quelques vacuoles autour des parois externes des tubes séreux, comprimant les cellules de ces derniers.

Chez le mâle n° 9, autopsié 9 mois après l'opération, l'aspect de la glande sous-maxillaire est semblable au précédent; pourtant le rapport des tubuli aux acini, étant égal à 0,22, est inférieur à celui du mâle normal de même âge. Mais l'activité de la glande semble être la même. Les cellules séreuses sont normalement granulées avec des lumières pleines de sécrétion. Les canaux sont de gros diamètre, remplis d'une sécrétion compacte et homogène. Le mâle 4, autopsié 10 mois après l'opération, présente également une glande active, mais le rapport des tubuli aux acini étant égal à 0,15 est toujours plus bas que chez le mâle entier de son âge. Chez le mâle 6, castré depuis 11 mois, le diamètre des tubuli est sensiblement inférieur à celui des mâles entiers, les cellules séreuses sont moins granulées que celles du précédent et la sécrétion à l'intérieur des canaux excréteurs est moins dense et vacuolisée. Dans la plupart des acini séreux, les granules sont en voie de résorption.

Chez le mâle 5, autopsié 12 mois après la castration, la glande sous-maxillaire présente un aspect semblable à celui du précédent. On remarque une fois de plus la présence de vacuoles à l'extérieur

des acini, causant le rétrécissement de cellules de ces derniers (fig. 1 C). Enfin chez le mâle 2, sacrifié plus de 14 mois après la castration, le rapport des tubuli aux acini baisse de plus en plus, allant jusqu'à 0,13. Cette diminution de nombre des acini séreux est accompagnée par la réduction du diamètre des tubuli présentant un diamètre moyen de 26 μ . La diminution de nombre des acini se fait par une dégénérescence progressive au niveau des culs-de-sac séreux terminaux.

Voici ce qu'on observe en étudiant la série des *femelles* castrées qui ont été opérées à l'âge d'environ un an. L'aspect histologique de leur glande sous-maxillaire ne montre pas de différence par rapport à celui des femelles entières.

TABLEAU III.

Valeurs numériques de la glande sous-maxillaire de rats mâles et femelles castrés comparées aux témoins normaux.

δ	Gl. Salivaire				μ	Gl. Salivaire				δ	Gl. Salivaire				η	Gl. Salivaire			
	H. μ	D μ	T/a			H. μ	D μ	T/a			H. μ	D μ	T/a			H. μ	D μ	T/a	
2	15,6	26	0,13		1016	16,5	37	0,24		1010	21	41	0,50		59	16	33,6	0,20	
4	14	38	0,15		201	13	36	0,14		106	20	39,8	0,30		60	13	33	0,18	
5	14	34	0,23		202	14	33	0,14		107	20	47	0,38		64	13	33,8	0,22	
6	15	35	0,20		203	13	34	0,16		109	20	45	0,31		26	15	36	0,18	
4 b	17	39	0,19		204	12	30	0,15		39	20	45	0,18		1020	14	36	0,17	
6 b	17	41	0,18		205	13	37	0,17		58	18	39	0,27		1019	15	35	0,13	
9	13	38	0,22							41	20	42	0,26						
Moyen- nes	15	36	0,19			13,5	34,5	0,16			19	42,6	0,31			14	34,5	0,18	

D'après ces expériences, on peut conclure que, chez le mâle, l'absence des gonades n'empêche pas la différenciation des glandes salivaires. Toutefois cette différenciation ne suit pas un développement aussi rapide que chez les mâles entiers. Les animaux, castrés depuis une année et plus, présentent une différence sensible de la glande salivaire quant au nombre et au diamètre des acini séreux; cependant ces valeurs restent supérieures à celles des femelles normales.

En ce qui concerne la glande salivaire des femelles castrées, je n'ai pas observé de différence appréciable avec celle des femelles normales (fig. 1 D).

On peut donc dire que les hormones mâles et femelles n'interviennent pas dans la différenciation des tubes séreux, mais que seule l'hormone mâle accélère leur développement.

Bien entendu, dans ces expériences, tous les caractères sexuels secondaires et les récepteurs sexuels des rats opérés avaient obéi à la castration. On peut cependant se demander si les stéroïdes surrénaliens ne peuvent pas jouer un rôle protecteur chez les castrats.

IV. ACTION DE L'HYPOPHYSECTOMIE

Nous avons vu que GABE (1951) avait observé une réduction de 50% du volume et du poids de la glande salivaire à la suite de l'hypophysectomie. Cet auteur interprète cette atrophie comme due à un manque d'hormone thyroïdienne.

J'ai repris cette question en étudiant la glande salivaire d'une dizaine de rats femelles hypophysectomisés, opérés par M^{lle} PONSE (1952), laquelle a bien voulu me les confier.

Je prends comme exemple le cas de la femelle 1049, âgée de 122 jours et opérée 47 jours avant l'autopsie. L'aspect de la glande salivaire est celui d'une glande infantile et non différenciée; on est frappé par l'atrophie intense du segment sécréteur, offrant des tubes de petit diamètre dont les cellules sont réduites aux noyaux avec des lumières larges et sans sécrétion. A noter qu'aucune striation ni granulation n'est visible dans les cellules.

La hauteur cellulaire est égale à 8 μ (au lieu de 13 μ chez le témoin de même âge) et le diamètre moyen des tubes est de 20 μ (au lieu de 29 μ chez le témoin entier). Les acini muqueux sont également de petites dimensions. En conclusion; l'hypophysectomie cause une régression étonnante du segment séreux de la sous-maxillaire chez le rat. Cette atrophie est beaucoup plus intense que celle provoquée par la thyroïdectomie (LEBLOND et GRAD, 1948). On pourrait donc se demander si un autre système endocrinien, tel que le cortex surrénalien, en synergie avec la thyroïde, ne jouerait pas un rôle actif dans la différenciation de la glande sous-maxillaire chez le rat.

V. ACTION DE LA SURRÉNALECTOMIE

D'après les travaux de J. RAYNAUD, la surrénalectomie chez la souris mâle castrée provoque une régression des tubes séreux de la glande sous-maxillaire plus forte que chez les témoins seulement castrés. Cependant cet auteur n'a pas trouvé de changement considérable dans la glande sous-maxillaire de ces individus après l'administration de désoxycorticostérone. D'autre part, CHAMORRO, travaillant toujours sur la souris, arrive à la même conclusion pour l'action de la désoxycorticostérone. Pour HOWARD, l'intervention de la surrénale sur le développement de la sous-maxillaire se fait par la voie du métabolisme. Mais aucune étude permettant de vérifier la participation des surrénales dans le dimorphisme sexuel de la glande salivaire chez le rat n'a encore été effectuée.

C'est en étudiant les coupes des glandes salivaires d'animaux opérés par M^{lle} K. Ponse, que j'ai trouvé une réduction sensible des tubes séreux chez les surrénalectomisés par rapport aux normaux. Ainsi la femelle 1078, surrénalectomisée depuis 4 mois, présente une glande salivaire dont les tubuli sont beaucoup moins développés que chez une femelle normale de même âge. Le diamètre moyen de ses tubes est égal à $27\ \mu$ et le rapport des tubuli aux acini à 0,10, tandis que son témoin, la femelle 1016, de même âge et du même élevage, présente un diamètre moyen des tubes de $35\ \mu$ et un rapport des tubuli aux acini de 0,13.

Il est intéressant de mentionner le cas de la femelle 1077, sœur de la même portée que la femelle 1078, surrénalectomisée et autopsiée en même temps que cette dernière. Cet individu possède une grosse surrénale accessoire échappée à l'opération. La glande salivaire de cette femelle présente un aspect actif, avec des tubes séreux bien développés. Le diamètre des tubes est de $40\ \mu$ et le rapport des tubuli aux acini est égal à 0,14. La présence d'une surrénale accessoire avait donc empêché l'arrêt de développement de la glande salivaire. L'observation de ces sujets montre que la surrénale prend une part active dans le développement de la glande sous-maxillaire chez le rat. Cependant mes observations n'étant pas assez poussées, j'estime que ce sujet mériterait d'être étudié de plus près.

TROISIÈME PARTIE

ACTION DU SOJA

I. EFFET D'UN ALIMENT GOITRIGÈNE, LE SOJA,
SUR LA SOUS-MAXILLAIRE DU RAT

D'après les travaux de LEBLOND et GRAD (1948), la répartition des tubuli séreux dans la glande sous-maxillaire du rat est sous l'influence de deux hormones qui agissent simultanément: l'hormone thyroïdienne et l'hormone mâle. J'ai vérifié l'effet de l'hypofonctionnement de la thyroïde sur la glande sous-maxillaire du rat, en utilisant un procédé indirect: l'emploi d'un aliment goitrigène (tourteau de soja), capable de produire une hypertrophie de la thyroïde (goitre), mais avec hypofonction de la glande, comme cela résulte des recherches de MC. CARRISON (1934); SCHARLESS, PEARSON et PRATO (1939).

Dans ce but, quatre séries d'expériences ont été effectuées.

Les deux premières séries portent sur deux groupes de rats mâles soumis à un régime de soja pur; le premier à la température ambiante de 22° et le deuxième à une température de 10°. Parallèlement à ces deux groupes, deux autres groupes de rats mâles ont été soumis aux mêmes conditions de milieu et de température, mais nourris avec la nourriture normale, pour servir de témoins. Ces animaux étaient tous adultes et pesaient environ 250 à 300 g. A partir du 45^e jour, un rat de chaque groupe a été autopsié toutes les semaines.

Voici ce qu'on observe à l'étude histologique chez ces deux séries d'animaux.

Tous les animaux qui ont subi le régime du soja pur ont maigri de 50 à 150 g. proportionnellement à la durée du régime. Le premier groupe, ayant subi le régime de soja à la température ambiante de 22°, présente chez tous les individus un aspect à peu près semblable. Je me contente de mentionner le cas du n° 43, autopsié 60 jours après la mise au régime; le poids initial de l'animal, qui était de 260 g., est à l'autopsie de 150 g. seulement. Cet individu

présente un thymus très réduit et un tractus génital infantile dont le poids absolu est égal à 2,5 g. soit 1,65 g. pour 100 g. de poids du corps. La glande sous-maxillaire présente des tubes séreux peu nombreux, un rapport tubuli/acini de 0,20 et des tubuli d'un diamètre réduit égal à 32 μ . Les cellules séreuses sont de petites dimensions avec un protoplasme clair, homogène et rarement granulé. La plupart des cellules présentent des noyaux ronds occupant la base ou le tiers basal des cellules. Les segments intermédiaires ne sont pas rares et les canaux excréteurs ont des lumières assez larges avec peu de sécrétion.

On est frappé par l'aspect activé de la *glande thyroïde* de cet animal, par sa vascularisation abondante, l'absence de colloïde et l'hétérogénéité des vésicules. Ces dernières sont en collapsus, vidées, bourgeonnantes, présentant de grosses cellules cylindriques d'une hauteur moyenne de 14 μ et sans granulations ni gouttelettes colloïdes intra-cellulaires. Des microvésicules sont en voie de formation dans les parois plissées des vésicules centrales. Quelques vésicules périphériques présentent encore des cavités réduites contenant un peu de colloïde résiduelle pleine de vacuoles et des boules structurées. Quant aux témoins de cette série, ils possèdent tous des glandes salivaires de type mâle adulte et des thyroïdes normales (voir fig. 2, A et B).

Le deuxième groupe, nourri au soja pur à la température ambiante de 10°, présente un aspect typiquement femelle de la glande salivaire, en harmonie avec la réaction des thyroïdes. Je mentionne ici le cas du mâle 50, choisi comme exemple, qui a subi ce régime durant 34 jours. Cet individu avait maigri de 35 g. pour un poids initial de 215 g. A l'autopsie, le thymus était minuscule et le tractus génital légèrement réduit de dimensions. La glande salivaire présente un aspect typiquement femelle, dans lequel la réduction des tubes séreux est frappante: rapport des tubuli aux acini égal à 0,18, diamètre moyen des tubuli égal à 31 μ . Les lumières des canaux excréteurs sont larges et vides de sécrétion.

La glande thyroïde de cet individu est très intéressante: les cellules sont très hautes, turgescentes et ne laissant entre elles que des cavités minuscules remplies de colloïde fluide et absolument sans vacuole. La glande est très hétérogène, plusieurs microvésicules sont en voie de formation aux dépens du tissu interstitiel assez abondant. On remarque dans ce dernier quelques figures de

cinèses; la colloïde est présente sous deux formes: claire occupant quelques microvésicules et foncée remplissant toutes les autres cavités.

Les témoins de ce groupe sont des mâles adultes normaux, ne présentant aucune particularité; cependant les cellules épithéliales des glandes thyroïdes sont très granuleuses avec de nombreuses gouttelettes colloïdes intra-cellulaires et la colloïde est pleine de boules azanophiles structurées¹.

Le tableau suivant montre les valeurs numériques des glandes salivaires et des thyroïdes de tous les animaux de ces quatre groupes.

TABLEAU IV.

♂ N°	Traite- ment	Poids Salivaire						Thyroïde		
Soja à 22°		Tot. g.	Poids abs. mg.	Poids % mg.	Haut. cell. μ	D tub. μ	T/a	Poids abs. mg.	Poids % mg.	Haut. cell. μ
35	47	195	385	191	12	25,5	0,19	27	13	13
43	60	150	380	253	14,7	32	0,20	20	13	14
45	61	125	280	226	15	33	0,15	18	14	13
47	63	180	340	188	11,3	28	0,17	10	5,5	13
48	63	205	530	270	13	28	0,17	30	15	15
49	63	180	440	244	13	28	0,18	20	11	14,8
51	63	200	245	122	11,8	28,6	0,18	17	8,5	14
Soja à 10°										
31	14	220	?	?	15,3	32,5	0,17	?	?	12,6
38	19	120	370	300	11,5	26	0,20	19	15	15
50	34	180	380	211	13,6	31	0,18	25	14	10,7
32	43	190	?	?	16	31,3	0,17	?	?	13,6
41	59	140	399	276	17	37	0,26	24	17	14
Témoins à 22°										
42	62	208	375	188	17	37	0,25	10	5	7
46	63	250	400	160	17,7	38	0,25	27	10	8
58	70	215	395	180	18,5	39	0,27	25	11	8
59	70	300	490	163	20	41	0,22	27	9	7
Témoins à 10°										
39	59	232	370	160	21	45		19	8	8
54	66	255	315	126	17	34		20	8	7,8
55	66	280	620	221	20	42		23	9	8
56	67	245	400	160	22	43		31	12	9
57	67	200	420	210	21	42		22	11	8,5

¹ Décrit par K. PONSE (1951).

II. TRACTUS GÉNITAL DE RATS SOUMIS AU RÉGIME DU SOJA PUR

L'aspect atrophique de l'ensemble du tractus chez les animaux soumis au régime du soja est frappant.

Cette atrophie est identique chez tous les sujets; par exemple, le rat n° 47, qui a été soumis 63 jours au régime soja à 22°, présente un poids total du tractus génital de 2,02 g. soit 1,12 g. pour 100 g. de poids du corps au lieu de 3,5 g.

Testicules. L'albuginée est très épaisse; le diamètre des canalicules séminifères est très réduit; on remarque trois sortes de canalicules séminifères:

- a) canalicules sertoliniens purs;
- b) canalicules qui contiennent des spermatogonies, des spermatocytes en diacynèse et une absence complète de spermiogénèse;
- c) canalicules qui contiennent encore quelques spermatides en pycnose et des cinèses abortives.

Les spermatides prennent l'aspect de boules gris foncé après coloration avec l'azocarmin. De plus on est frappé par la présence de *cellules mégacaryocytes* très volumineuses qui sont présentes dans tous les canalicules; il y a donc eu une destruction active du matériel spermatogénétique.

La charpente conjonctive est hyperplasiée. Le tissu interstitiel est réduit à ses noyaux qui sont réunis autour des vaisseaux sanguins.

Vésicule séminale. Elle présente l'aspect caractéristique d'un rat hypophysectomisé. Les lumières sont réduites, les cellules épithéliales sont basses et l'on ne voit qu'une rangée de noyaux collés les uns à côté des autres.

Prostate ventrale. La glande est très atrophiée, les vésicules sont minuscules avec l'épithélium réduit à ces noyaux, les cavités oblitérées.

Urètre. Fortement kératinisé, ce qui est probablement dû à l'avitaminose.

Le rat n° 50, soumis au régime soja pendant 34 jours à la température de 10°, présente un tractus génital de 3,70 g. de poids total et un poids de 2,05 pour 100 g. de poids du corps.

Dans les testicules, l'albuginée est très forte, la plupart des canalicules sont sertoliniens et les canalicules à spermatozoïdes sont très rares. On ne trouve aucune cellule mégacaryocyte dans les canalicules; la vésicule séminale et la prostate ventrale sont semblables à celles du précédent.

III. ACTION DE LA SOUS-ALIMENTATION

Dans les séries précédentes, les rats qui avaient été soumis au régime du soja pur, avaient tous maigri d'un poids relatif égal au tiers du poids du corps environ. En effet cet amaigrissement est dû au manque de matière nutritive dans le tourteau de soja. Pour déterminer la part de la déficience nutritive dans les résultats des expériences précédentes, j'ai mis un groupe de 8 animaux à un régime de jeûne partiel; ces animaux étaient nourris tous les jours de 10 à 12 heures et à 12 heures on les privait de toute nourriture (sauf d'eau) jusqu'au lendemain à 10 heures. Ces animaux ont maigri de la même façon que ceux qui étaient au régime du soja pur.

Voici ce qu'on observe chez ces individus (fig. 1 F).

Ces rats sont tous semblables à l'autopsie: je cite le cas du mâle 1011 a, qui avait subi depuis 42 jours ce régime. La glande salivaire se rapproche du type mâle par le nombre des acini séreux; le rapport tubuli/acini est égal à 0,27. Cependant le diamètre des tubuli est réduit à 34 μ et la cytologie des cellules séreuses ressemble plutôt au type femelle. Les segments intermédiaires sont fréquents; les granules des cellules séreuses sont rares et les canaux excréteurs sont larges sans sécrétion. La glande thyroïde est normale, les vésicules régulières; une colloïde dense et peu vacuolisée les remplit et les cellules sont plates, homogènes, quelquefois granuleuses. Le tractus génital de ce rat est infantile, ne pèse que 2,38 g. pour 100 g. de poids du corps; l'aspect histologique du testicule et les glandes annexes des voies sexuelles ressemblent à ceux des animaux qui avaient subi le régime du soja pur.

TABLEAU V.

Valeurs numériques de la glande salivaire, de la thyroïde et du tractus génital des rats soumis au jeûne.

♂ N°	Trai- te- ment	Pds cps	Sous-Maxillaire					Thyroïde			Tractus génital	
			Pds mg.	Pds	Haut. μ	D T μ	T/a	Pds mg.	Pds mg.	Haut. μ	Pds mg.	Pds mg.
1014	18	220	255	115	17	34	0,27	15	7	7	4,96	2,25
1024	18	220	403	184	16	36,3	0,31	18	13	6,5	5,00	2,36
1009	34	220	345	150	16	30,8	0,23	30	13	5,5	4,355	1,977
1013	37	210	275	130	16	31,3	0,27	19	9	7	5,57	2,60
1011	42	190	260	150	17	31,3	0,27	20	10	8	6,45	3,380
1010	48	175	275	156	16	33,6	0,24	20	11	7,5	5,38	3,07
1012	54	200	335	167	17	32,8	0,32	20	10	8	6,410	3,200
1008	61	230	370	168	17	33,6	0,24	30	13,6	9	4,470	1,90

TABLEAU VI.

Comparaison du poids du tractus génital pour 100 g. de poids du corps dans les groupes précédents.

Soja pur à 22°		Soja pur à 10°		Témoins à 22°		Témoins à 10°		Jeûne	
N° ♂	Poids du tractus génital % g. corps	N° ♂	Poids du tractus génital % g. corps	N° ♂	Poids du tractus génital % g. corps	N° ♂	Poids du tractus génital % g. corps	N° ♂	Poids du tractus génital % g. corps
35	1,32	31	?	42	4,1	56	4,1	1014	2,25
43	2,05	38	2,41	46	4,70	55	3	1024	2,36
45	2,18	50	2,05	58	4,37	54	3,30	1009	1,97
47	1,26	32	?	59	3,12	39	4,8	1013	2,60
48	3,28	41	1,80	25	4,375	57	4,10	1011	3,37
49	1,16							1010	3,07
51	1,50							1012	3,20
								1008	1,90

L'hypogénitalisme observé chez tous ces rats soumis au régime du soja pur pourrait donc provenir d'une déficience de la nourriture, comme dans le groupe qui avait simplement jeûné. De plus, l'étude du groupe sous-alimenté (jeûne partiel) montre qu'un jeûne prolongé agit bien sur la glande sous-maxillaire, dont les tubes séreux deviennent moins actifs. Cependant, le nombre de ces derniers ne

varie pas comme c'était le cas dans les groupes ayant été traités par un goîtrigène (soja). Donc la diminution du nombre des tubuli chez ces derniers est due à l'insuffisance thyroïdienne. D'autre part, la réduction du nombre des tubuli chez les rats soumis au régime du jeûne pourrait être due précisément à l'hypogénitalisme provoquant en quelque sorte une castration physiologique chez ces individus.

IV. ACTION D'UNE NOURRITURE RICHE COMPOSÉE PARTIELLEMENT DE SOJA

Pour éviter les réactions dues à la sous-alimentation, une nourriture riche a été mélangée avec une quantité égale de tourteau de soja, et présentée sous forme de biscuits.

Voici la formule de cette nourriture:

Blé complet	20%
Maïs moulu	7
Farine de millet	5
Poudre de lait écrémé	5,5
Farine de luzerne	4
Sel iodé	0,5
Fécule de pomme de terre	5
Levure de bière séchée	3
Tourteau de soja	50

Un premier groupe d'une dizaine de rats mâles a été nourri par ces biscuits; un deuxième groupe d'une dizaine de rats mâles de même âge et de même poids a été nourri par des biscuits semblables mais dont le soja a été supprimé.

Le premier groupe montre, déjà au bout du 26^e jour de régime, une réaction très forte de la thyroïde. En effet, le n° 27, autopsié après 26 jours de ce régime, présente une thyroïde nettement activée: les vésicules ne renferment presque plus de colloïde, formant des parois plissées à cellules cubo-cylindriques. De plus, cette glande est fortement hyperémique. Cette activation s'accroît de plus en plus chez les rats autopsiés ultérieurement jusqu'à un état d'hypo-fonctionnement complet de la glande.

Malheureusement, chez les témoins de cette série, on remarque à partir du 50^e jour de régime, une activation de la thyroïde semblable à celle du rat n° 27 soumis au régime du soja partiel depuis 26 jours. Cette anomalie ne peut pas provenir du manque d'iode chez ces rats, car une série d'animaux mis en parallèle avec ces

témoins, ayant partiellement jeûné (selon régime), alimentés par la même formule, montrent des thyroïdes tout à fait normales. Donc il doit s'agir d'un facteur goitrigène encore inconnu. Dans ces expériences, les témoins anormaux ont été supprimés et remplacés par des rats mâles normaux.

Encore deux groupes d'animaux ont été mis en expérience, cette fois-ci nourris par un aliment tout autre que le précédent. Voici la nouvelle formule:

Farine de blé complet	34,25%
Caséine	2,5
Huile de poisson	2,5
Viande de poisson	5
Sel iodé	0,75
Farine de luzerne	5
Tourteau de soja	50

Chaque jour une quantité de ce mélange sous forme de poudre a été mélangée avec de l'eau afin de former une pâte servant de nourriture à ces animaux. Les témoins ont eu la même nourriture, de laquelle le soja a été supprimé. Cette fois la réaction de la thyroïde vis-à-vis de ce régime alimentaire partiellement composé de soja fut tardive. Les premières réactions d'activation de la thyroïde ne se présentèrent qu'au bout du 65^e jour de régime.

C'est seulement après 4 à 5 mois de régime que les thyroïdes présentent un aspect aussi activé que celles du groupe précédent. Voici l'étude d'un cas typique de chaque groupe.

Je décrirai le cas du mâle *50 a* au régime du soja partiel (première formule) depuis 48 jours, et celui du mâle *54 b*, son frère de même portée, nourri par le même aliment mais sans soja. De même le mâle *105* nourri depuis 4 mois par la deuxième formule sera comparé avec le mâle *107* son frère de la même portée, alimenté par la même nourriture sans soja, tous les deux autopsiés le même jour.

Rat mâle 50 a.

La thyroïde est très volumineuse, présentant un poids de 33 mg. pour 100 g. de poids du corps. L'aspect de la glande est celui d'une thyroïde très activée; la plupart des vésicules sont en collapsus complet; quelques acini présentent encore des cavités très réduites, vides ou contenant très peu de colloïde résiduelle. Les cellules sont cubo-cylindriques, d'une hauteur moyenne de 13 μ , avec des

noyaux basaux, un protoplasme clair, sans granules ni striations, et quelquefois vacuolisé.

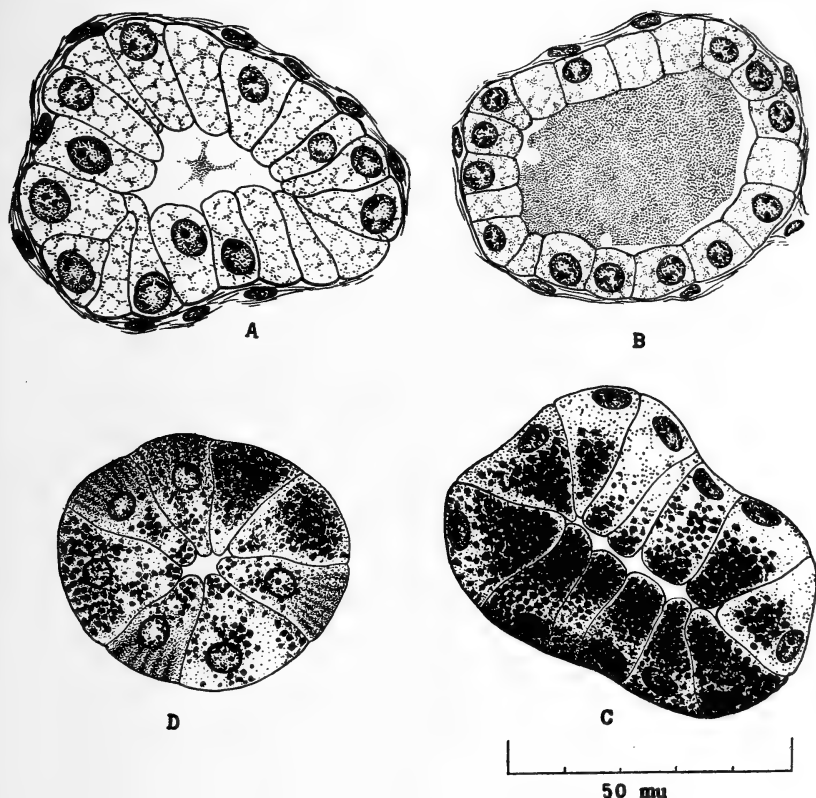


FIG. 2.

- A. Thyroïde du rat mâle 45, ayant subi un régime alimentaire composé partiellement de soja durant 77 jours.
- B. Thyroïde du rat mâle 46, témoin normal.
- C. Tube séreux de la glande salivaire du rat mâle adulte.
- D. Segment intermédiaire formant la plupart des tubuli de la glande salivaire du rat femelle adulte.

La glande salivaire est du type femelle avec plusieurs culs-de-sac en voie de dédifférenciation. Ces glandes sont de petites dimensions, la plupart formées de cellules cubiques dont les noyaux ont gagné le centre. La réduction du nombre des tubuli est frappante. On remarque quelques tubes séreux de forme mâle adulte dont les

cellules sont dépourvues de granulation. Les canaux excréteurs sont nombreux, mais de petites dimensions et sans sécrétion. Le tractus génital étant bien développé, de type mâle adulte, présente un poids de 4.100 g. pour 100 g. du poids du corps.

Le mâle 54 b présente des glandes sous-maxillaires d'aspect mâle adulte normal; il en est de même pour la thyroïde et le tractus génital (voir fig. 2, A et B et fig. 1, E).

Rat mâle 105.

L'animal a subi le régime du soja partiel (deuxième formule) durant 4 mois. La thyroïde pèse 20 mg. pour 100 g. de poids du corps, présente une réaction très forte: la glande est activée, toutefois les vésicules présentent des cavités, quoique très réduites et contenant çà et là des traces de colloïde très vacuolisée. On remarque, de plus, de considérables plages de sang entre les acini.

La glande salivaire est de même type que celle du précédent, mais les acini séreux sont plus développés et plus actifs. Le diamètre des tubuli est égal à $35,2 \mu$ et le rapport tubuli/acini de 0,18. Le tractus génital est du type mâle adulte bien développé.

Rat mâle 107.

C'est le frère du 105, ayant le même âge et le même poids que ce dernier, mais soumis à une nourriture privée de soja.

La glande thyroïde présente un poids de 12 mg. pour 100 g. de poids du corps. L'aspect histologique de cette glande est normal, les vésicules sont régulières, avec des cellules plates formant des cavités assez larges contenant une colloïde visqueuse et modérément vacuolisée. La glande sous-maxillaire est du type mâle normal avec des acini séreux nombreux et bien développés, présentant un diamètre moyen des tubuli de 47μ et un rapport tubuli/acini de 0,38. Le tractus génital de cet animal ne montre pas de différence avec son partenaire, le n° 105.

V. CONCLUSIONS

A. Le tourteau de soja employé comme nourriture provoque des goîtres hypofonctionnels chez le rat (fig. 2 A). Les étapes de

l'action de ce goitrigène sur la glande thyroïde se résument de la façon suivante:

1. Hyperémie exagérée de la glande, qu'on peut interpréter comme un appel intense d'hormone hypophysaire.
2. Résorption de colloïde et présence de gouttelettes colloïdes intracellulaires.
3. Hypertrophie cellulaire.
4. Apparition des grosses vacuoles de résorption et de boules structurées dans la colloïde.
5. Non-production de colloïde nouvelle.
6. Collapsus et bourgeonnement des vésicules.

Cette action est due à une substance goitrigène du soja et non pas à un manque de nourriture ou une avitaminose quelconque, car le soja était accompagné d'une nourriture riche, de sorte que le poids du corps de ces rats était identique à celui de leurs témoins normaux.

Voici le poids du corps au moment de l'autopsie de 5 frères de la même portée, dont 3 furent soumis au régime du soja:

Rat mâle N°	Poids du corps	Régime
1022	300	Normal
1023	325	»
1024	350	Soja
1025	300	»
1026	300	»

B. La glande sous-maxillaire présente une réaction forte à l'hypofonctionnement de la thyroïde. *Cette réaction porte sur la réduction de la dimension et surtout du nombre des tubes séreux* (fig. 1 E).

Il faut mentionner également que les acini muqueux n'échappent pas à l'action de l'hypofonctionnement de la thyroïde; le diamètre de ces acini montre une réduction proportionnelle à celle des tubes séreux. De plus, l'activité de la glande semble être atténuée, ce qui est démontré par la rareté des granules de sécrétion dans le segment sécréteur de la glande salivaire des rats goitreux.

TABLEAU VII.

Valeurs numériques de la glande salivaire et la thyroïde des rats mâles nourris au soja et de leurs témoins.

♂	Régime	Salivaire		Thyroïde			Témoins	Salivaire			Thyroïde	
		D tub. μ	T/a	Pds abs. mg.	mg. % g. corps	Haut. cell. μ		D tub. μ	T/a	Pds abs. mg.	mg. % g. corps mg.	Haut. cell. μ
35	soja pur	25,5	0,19	27	13	13	102	37,3	0,21	25	8	8
43	»	32	0,20	20	13	14	160	42,4	0,26	25	7	8
45	»	33	0,15	18	14	13	101	37,4	0,30	33	9	6,5
47	»	28	0,17	10	5,5	13	103	40,8	0,29	35	9	9
48	»	28,2	0,17	30	14	15	106	39,7	0,30	25	7	8
49	»	28	0,18	20	11	14,8	107	47	0,38	30	7	7,3
51	»	28,6	0,18	17	8,5	14	109	45	0,31	18	6	7
56	soja partiel	29,7	0,17	30	15	12,7	39	45	0,18	19	8	8
1021	»	40	0,14	45	15	10,7	37a	39	0,30	75	18	13
45	»	37,8	0,15	138	37	11	41	42	0,26	77	21	8,6
105	»	35,2	0,18	55	20	13						
55	»	35	0,12			8,7	25	39	0,27	71	15	7,7
1005	»	41	0,43	70	16	12	1022	46,4	0,24	25	8	7,4
1004	»	39,5	0,40	70	14	13	1023	45	0,25	32	10	7,7
15	»	38	0,29	62	12,6	19	54	46	0,24	55	24	7,3
16	»	42,6	0,25	?	?	11,5	1010	41	0,50	60	10	8
104	»	33,7	0,17	35	12,7	11	1011	50	0,50	65	12	9
27	»	38	0,20	75	20	13	1012	45	0,51	45	8	8
32	biscuits s. part.	40	0,15	65	16,2	11	1013	45	0,50	65	12	9
1026	»	37	0,14	68	22,7	11,5	1014	42,7	0,46	50	11	7
29	»	35,5	0,14	80	18	12,5	1023b	33	0,29	65	12	9,5
50a	»	28,6	0,11	62	33,5	13	46	37	0,25	27	10	8
1024	»	36	0,15	65	18,5	15,3	42	35	0,25	10	5	7
51	»	31	0,12	50	23,8	15	58	39	0,27	25	11	8
28	»	39	0,15	105	24,7	15,3	59	41	0,22	27	9	7
1025	»	36	0,12	45	15	12,4	57	42	0,26	22	11	8,5
30	»	42	0,20	100	24	13,3	56b	43	0,25	31	12	9
31	»	39	0,14	100	27	15,3	55b	42	0,27	23	9	8

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1. *Le développement de la glande salivaire et son dimorphisme sexuel chez le rat.*

La glande sous-maxillaire chez le rat présente des tubes séreux d'une activité plus intense chez le mâle (fig. 2 D) que chez la femelle, offrant un dimorphisme histologique dans les deux sexes.

Dans le développement de la glande salivaire, le dimorphisme ne se remarque qu'après le 56^e jour; jusqu'alors, cette glande présente encore des formations tubuleuses d'un stade non différencié et infantile, avec extrémités bourgeonnantes non différenciées. Les cellules de cette partie se développent plus rapidement chez le mâle. Elles deviennent turgescentes et les cellules sont bourrées de granules de sécrétion, ce qui refoule les noyaux à la partie basale, dès le 68^e jour chez le mâle. La femelle présente une différenciation plus lente du cul-de-sac sécréteur dont les cellules restent toujours d'une dimension réduite, et moins chargées de granules par rapport au mâle. Chez la femelle adulte, dans la plupart des acini séreux, les noyaux occupent toujours une situation médiane formant le segment intermédiaire qui est rare ou absent chez le mâle adulte. De plus, on remarque chez ce dernier un rapport des tubuli aux acini et un diamètre moyen des tubes, supérieurs à ceux de la femelle.

2. *Action des gonades.*

Puisque ce dimorphisme est avant tout sexuel, il convient de vérifier le rôle de l'hormone testiculaire dans le développement de la glande sous-maxillaire. Dans mes expériences de castration, on remarque que l'absence de testicule n'a pas empêché la différenciation dans le sens mâle de la glande salivaire. Mais elle provoque un ralentissement dans le développement de celle-ci (fig. 1 C). Cependant la glande ne prend pas l'aspect du type femelle, ce qui peut être dû à une activité androgène compensatrice de la surrénale. M^{lle} Ponse a vu une atrophie complète chez les castrats surrénalectomisés.

D'autre part, les femelles castrées présentent des glandes salivaires identiques à celles des femelles entières; ce ne sont donc pas des hormones ovariennes qui inhiberaient le développement des tubes séreux (fig. 1 D).

3. *Action de l'hypophyse.*

L'hypophysectomie chez des rats des deux sexes, pratiquée par P. C. LEBLOND et B. GRAD, ainsi que par M^{lle} K. PONSE, montre une atrophie considérable de la glande salivaire. Cette dégénérescence porte surtout sur le segment sécréteur; elle est corrigée par l'administration de thyroxine (LEBLOND). Donc

l'hypophysectomie agit sur cette glande, principalement en rendant inactive la thyroïde.

4. *Action goitrigène du soja.*

Depuis les travaux de Mc. CARRISON (1934) on connaît la nature goitrigène du soja. En 1939 SCHARLESS, PEARSON et PRATO ont obtenu des goîtres hypofonctionnels au bout de sept semaines de régime. Ces auteurs avaient employé un régime nutritif assez riche, composé de farine de soja, de levure de bière, de sucre, de graisse sous forme de beurre, de chlorure de sodium et de carbonate de calcium. De plus, ils ont montré que l'action goitrigène du soja est inhibée lorsqu'on augmente la dose d'iode dans la nourriture. Ainsi une dose deux fois plus forte que la dose normale, soit 2000 γ par 1000 calories de nourriture, empêche complètement la réaction hypofonctionnelle de la thyroïde. Ces auteurs ont observé que la farine de soja traitée par l'éther, l'acétone ou la vapeur d'eau chaude, perd son caractère goitrigène. Ceci montre que le principe goitrigène du soja est de nature lipidique¹.

D'autre part, ERSHOFF (1949), travaillant sur le développement des rats impubères en fonction de l'activité thyroïdienne, confirme la nature antithyroïdienne de l'huile de soja. Dans mes trois séries d'expériences, le soja était employé sous forme de tourteau dégraissé fourni par différentes maisons. La réaction de la thyroïde est tout à fait semblable dans les trois séries d'animaux. Elle commence dès le 14^e jour et, au bout du 60^e jour, on remarque des goîtres ayant trois à quatre fois le poids de la thyroïde normale (fig. 2 A). Ces glandes sont formées d'un amas de vésicules en collapsus caractérisées par des cellules exagérément hypertrophiées, d'un aspect cytologique hyperactif d'une part, et d'une absence totale de colloïde d'autre part. De plus, les gouttelettes colloïdes intracellulaires et les striations basales ont complètement disparu. Donc le soja possède un principe fortement goitrigène se trouvant dans le tourteau dégraissé. Ainsi la nature chimique du principe goitrigène est encore inconnue et ne semble pas devoir être exclusivement rattachée à la partie lipidique. On note chez ces animaux

¹ Il semble que le facteur goitrigène présent dans le soja agisse comme les thiocyanates avant tout sur la fixation des iodures dans la cellule thyroïdienne et non par une inhibition du mécanisme ultérieur de métabolisation organique de l'iode.

que la glande sous-maxillaire est du type femelle et même, dans la plupart des cas, le rapport des tubuli séreux aux acini muqueux est inférieur à celui des femelles. Ceci met en évidence la part active de la thyroïde dans le développement et la répartition des tubes séreux dans la glande salivaire. En effet, l'hypofonctionnement de la glande thyroïde amène une régression dans la portion tubuleuse de la glande salivaire allant jusqu'au type femelle et au delà.

Donc, en confirmant l'hypothèse de LEBLOND et GRAD, on peut dire que le développement du composant tubuleux de la glande sous-maxillaire chez le rat mâle est sous l'influence simultanée de l'hormone testiculaire et de l'hormone thyroïdienne. Un facteur goitrigène non lipidique a été mis en évidence dans le tourteau de soja, qui provoque l'involution des tubes séreux de la glande salivaire par hypothyroïdie.

BIBLIOGRAPHIE

- ARVY, L. et M. GABE. 1950. *Action de la thyroïdectomie et de l'injection de thyroxine sur la glande sous-maxillaire de la souris mâle albinos*. C. R. Acad. sc. 18: 1611.
- Ch. DEBRAY et M. GABE. 1950. *Action de la thiourée sur la glande sous-maxillaire du rat albinos*. C. R. Soc. biol. 144: 111.
- et M. GABE. 1950. *Action du rachitisme expérimental sur la glande sous-maxillaire du rat albinos*. C. R. Acad. sc. 230: 576.
- et M. GABE. 1950. *Action du rachitisme expérimental sur la glande sous-maxillaire de la souris albinos*. C. R. Acad. sc. 230: 1105.
- et M. GABE. 1950. *Action des injections de thyroxine et de folliculine sur la glande sous-maxillaire de la souris femelle albinos*. C. R. Acad. sc. 230: 2333, n° 6.
- CHAMORRO, A. 1942. *Absence d'action androgène de l'acétate de désoxicortico-stérone sur la zone X et sur la sous-maxillaire de la souris*. C. R. Soc. biol. 136: 489.
- 1946. *L'action androgène stimulante des extraits gonadotropes sur l'ovaire*. C. R. Soc. biol. 140: 25-27.
- 1943. *Sécrétion de substance androgène par l'ovaire de la souris normale, sous l'action d'extrait gonadotrope équin*. C. R. Soc. biol. 137: 108-109.
- CHAULIN-SERVINIÈRE, J. 1942. *Sur les variations de la morphologie cellulaire dans le segment tubuleux de la glande sous-maxillaire de la souris*. C. R. Soc. biol. 138: 262-64.

- CHAULIN-SERVINIÈRE, J. 1942. *Sur les variations de la morphologie cellulaire dans le segment tubuleux de la glande sous-maxillaire de la souris*. C. R. Soc. biol. 136: 262-64.
- 1942. *Castration et glande sous-maxillaire de la souris femelle*. C. R. Soc. biol. 136: 335-336.
- ERSHOFF, B. H. 1949. *Productive effects of soybean meal for the immature hyperthyroid rat*. J. Nutrition. 39: 259-281.
- FEYEL-CABANES, T. 1947. *L'action du cholestérol sur la glande tubuleuse de la sous-maxillaire de la souris mâle castrée*. C. R. Soc. biol. 141: 331-333.
- GABE, M. 1950. *Action de la thyroxine sur la glande sous-maxillaire du rat hypophysectomisé*. C. R. Acad. sc. 230: 1317.
- 1950. *Action de la vit. P. (C2) sur la glande sous-maxillaire du rat albinos*. C. R. Soc. biol. 144: 90.
- HARVEY, H. 1952. *Sexual dimorphism of submaxillary glands in mice in relation to reproductive maturity and sex hormones*. Physiological zoology. XXV, 3: 205-222.
- HAYWARD, J. W. and F. H. HAFNER. 1941. *The supplementary effect of cystine and methionine upon the protein of raw and cooked soybeans as determined with chicks and rats*. Poul. Sci. 20: 139.
- JUNQUEIRA, L. C. U., M. RABINOVITCH and A. FAJAR. 1948. *Cytochemical studies on the sexual dimorphism of the submaxillary gland of mice*. Anatomy record. 100: 682.
- LACASSAGNE, A. et A. CHAMORRO. 1940. *Réaction à la testostérone de la glande sous-maxillaire atrophiée consécutivement à l'hypophysectomie, chez la souris*. C. R. Soc. biol. 134 (2): 223-224.
- LACASSAGNE, A. 1940. *Dimorphisme sexuel de la glande sous-maxillaire chez la souris*. C. R. Soc. biol. 133: 180-181.
- 1940. *Réaction de la sous-maxillaire à l'hormone mâle chez la souris et le rat*. C. R. Soc. biol. 133: 539-40.
- 1940. *Dimorphisme sexuel de la glande sous-maxillaire chez la souris*. C. R. Soc. biol. 133: 180-181.
- 1940. *Mesure de l'action des hormones sexuelles sur la glande sous-maxillaire de la souris*. C. R. Soc. biol. 133: 227-229.
- et R. CAUSSE. *Dimorphisme sexuel de la glande rétrolinguale chez la souris*. C. R. Soc. biol. 135: 525.
- et R. CAUSSE. 1941. *Modification des glandes salivaires de la souris consécutivement à la section de la corde tympanique*. C. R. Soc. biol. 135: 241-244.
- LEBLOND, C. P. et B. GRAD. 1948. *Control of the serous acini of the rat sub-maxillary gland by the thyroid hormone*. Anat. Rec. 100: 750.
- et B. GRAD. 1949. *The necessity of testis and thyroid for the maintenance of the serous tubules of the sub-maxillary gland in the male rat*. Endocrinology. 45 (3): 250-266.

- MC CARRISON, R. 1934. *The goiterogenic action of soya-bean and ground-nut.* J. Med. Res. 21: 179-181.
- PONSE, K. 1951. *Histophysiologie thyroïdienne.* Ann. d'endocrinologie. 3: 266-316.
- RAYNAUD, J. 1947. *Etude des effets de la castration et de la surrénalectomie après un court délai sur la glande sous-maxillaire des souris mâles.* Ann. d'endocrinologie. 8: 359-362.
- 1948. *Absence d'effet du cholestérol sur la glande tubéreuse de la souris.* C. R. Soc. biol. 142: 1428-1431.
- et P. REBEYROTTE. 1949. *Différence de l'activité amylasique de la salive des souris mâles et des souris femelles; son conditionnement humoral.* C. R. Acad. sc. 228: 433.
- et P. REBEYROTTE. 1949. *Effet de la castration sur l'activité amylasique de la salive de la souris.* C. R. Acad. sc. 228: 1061.
- 1950. *Action de la testostérone injectée dans la glande sous-maxillaire de la souris.* C. R. Acad. sc. 320: 2045, n° 23.
- 1950. *Action de la thyroxine sur la glande sous-maxillaire de la souris castrée.* C. R. Soc. biol. 144: 245.
- SHARPLESS, G. R., J. PEARSONS and G. S. PRATO. 1939. *Production of goiter in rats with raw and with treated soybean flour.* J. Nutrition. 17: 545-555.
- TAILLARD, W. et R. VEYRAT. 1947. *Surrénale et masculinisation par l'urine de femme enceinte (UFE).* Rev. suisse de Zool. 54, 553-572.
-



	Pages
N° 19. C. BARIGOZZI und A. DI PASQUALE, Lokalisierte polygenische Systeme, die die Manifestierung von Pseudomelanomen bei <i>D. melanogaster</i> bestimmen. (Mit 4 Textabbildungen.)	300
N° 20. Georg BENZ, Zur Funktion einiger Sinnesorgane bei Larven von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	305
N° 21. Dieter BURCKHARDT, Ueber Unterschiede in der Dunenzahl von Meisen- nestlingen aus England und aus der Schweiz. (Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen.)	314
N° 22. W. NEF, Beobachtungen über den Bezug des Schlafplatzes beim Star (<i>Sturnus vulgaris</i> L.). (Mit 3 Textabbildungen.)	319
N° 23. W. GEIGER, Elektronenoptische Untersuchungen am Salmonidensperma. (Mit 4 Textabbildungen.)	325
N° 24. O. PUCHTA und J. SEILER, Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von <i>Solenobia triquetrella</i> . (<i>Lepid. Psychidae</i>). . .	334
N° 25. P. S. CHEN und E. HADORN, Zur Stoffwechselphysiologie der Mutante <i>letal-meander (lme)</i> von <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 6 Textabbil- dungen.)	338
N° 26. J. KÄLIN, Zur Stammesgeschichte der <i>Crocodylia</i> . (Mit 6 Textabbildungen.)	347
N° 27. R. MATTHEY, Deux contributions de la cytologie à la systématique des Microtinés	357
N° 28. H. MORGENTHAUER, Beobachtungen über die Eiablage von <i>Triton alpestris</i> . (Mit 2 Textabbildungen.)	357
N° 29. U. RAHM, Beobachtungen an den Schuppentieren <i>Manis tricuspis</i> und <i>Manis longicaudata</i> der Elfenbeinküste. (Mit 2 Textabbildungen.) . .	361
N° 30. P. D. NIEUWKOOP, Die neurale Induktion bei Amphibien. Autonomie und Abhängigkeit als Leitprinzipien.	367
N° 31. Karl GÖSSWALD, Zur Kastenbestimmung bei Ameisen.	372
N° 32. Charles TABAN, Quelques problèmes de régénération chez les Urodèles. (Avec 60 figures dans le texte.)	387
N° 33. Georges DUBOIS, Les Trématodes de Chiroptères de la collection Villy Aellen. Etude suivie d'une revision du sous-genre <i>Prosthodendrium</i> Dollfus 1937 (<i>Lecithodendriinae</i> Lühe). (Avec 10 figures.)	469
N° 34. Emile GUYÉNOT et Alexander YANOVSKY, Régression et régénération des excroissances nuptiales de <i>Bombina variegata</i> (L). (Avec 17 figures dans le texte.)	507
N° 35. Pezechpour MOSTACHFI, Dimorphisme sexuel des glandes sous-maxillaires du Rat. Ses relations avec la thyroïde et l'action goitrigène du soja. (Avec 2 figures dans le texte.)	539

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez **GEORG & Cie**, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK
appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 62

Fascicule supplémentaire

Novembre 1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

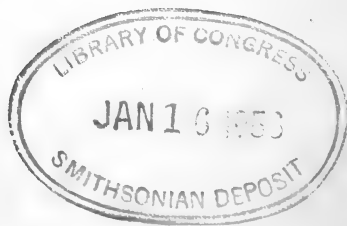
GASTON MERMOD

Conservateur de zoologie et malacologie

et

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes



GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1955

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 62. Fascicule supplémentaire.

	Pages
N° 1. Jean G. BAER. Revision critique de la sous-famille <i>Idiogeninae</i> Fuhrmann 1907 (Cestodes: <i>Davaineidae</i>) et étude analytique de la distribution des espèces. Avec 33 figures dans le texte.	3
N° 2. Jacques DE BEAUMONT. La styloplisation chez les <i>Sphecidæ</i> . Avec 13 figures dans le texte.	51
N° 3. Eugène BINDER. Mollusques nouveaux de Côte d'Ivoire. Prosobranches d'eau douce. Avec 18 figures dans le texte.	73
N° 4. Vera BISCHLER. Une forme particulière de surdimutité avec blépharophimose et dystopie des points lacrymaux inférieurs, synophris, albinisme partiel et hypoplasie du stroma irien (<i>Syndrome de Klein-Waardenburg</i>). Avec 6 figures dans le texte	83
N° 5. D. BOVET, F. BOVET-NITTI, G. P. CANTORE, G. C. CASINOVI, V. G. LONGO, G. B. MARINI BETTOLO, L. RENZI et E. F. ROGERS. Sur un nouveau principe contracturant isolé de la Méduse <i>Rhizostoma pulmo</i> L. (Avec 2 figures dans le texte	94
N° 6. E. DOTTRENS. Acclimatation et hybridation de Corégones. Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte	101
N° 7. Anne M. DU BOIS et Simone DUCOMMUN. Développement et teneur en glycogène du placenta de cobaye. Avec 3 figures dans le texte	118
N° 8. R. GEIGY. Observations sur les Phacochères du Tanganyika. Avec 22 figures en 11 planches	139
N° 9. G. DE HALLER. L'isolement du symbiote intracellulaire de la Blatte (<i>B. germanica</i>) (note préliminaire)	164
N° 10. Vassili KIORTSIS. Le territoire embryonnaire de la patte antérieure du <i>Triton</i> étudié par les greffes hétéroplastiques. Avec 8 figures dans le texte	171

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60.—

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



ÉMILE GUYÉNOT
Professeur à l'Université de Genève
Membre de l'Institut de France

*Ce fascicule supplémentaire est un hommage
au Professeur Dr Emile Guyénot.*

Ses élèves, auxquels se sont joints, en souvenir de leur séjour à Genève, les professeurs A. PORTMANN, Bâle, et J.-G. BAER, Neuchâtel, sont heureux de lui apporter, à l'occasion de son 70^e anniversaire, ce témoignage de leur sympathie et de leur admiration.

Kitty PONSE, Station de zoologie expérimentale, Université, Genève
Oscar SCHOTTÉ, Amherst College, Mass., U.S.A.

Vera BISCHLER, Clinique ophtalmologique de l'Université, Genève

Robert MATTHEY, Institut de zoologie, Université, Lausanne

Anne-Marie DUBOIS, Institut d'histologie, Ecole de médecine, Genève

Jacques DE BEAUMONT, Musée zoologique, Lausanne

Rudolf GEIGY, Institut tropical suisse, Bâle

Emile DOTRENS, Muséum d'histoire naturelle, Genève

Anna MOSZKOWSKA, Laboratoire d'histophysiologie du Collège de France, Paris

Daniel BOVET et F. BOVET-NILTI, Istituto superiore di sanita, Roma

Renée DOVAZ, Station de zoologie expérimentale, Genève

Eugène BINDER, Muséum d'histoire naturelle, Genève

Marko ZALOKAR, Yale University, New Haven, U.S.A.

Willy TAILLARD, Clinique orthopédique du Balgrist, Zurich

Robert VEYRAT, Institut pathologique, Université, Genève

Luc THÉLIN, Station de zoologie expérimentale, Genève

Vassili KIORTSIS, Institut de zoologie, Université, Genève

Charles TABAN, Clinique psychiatrique, Bel-Air, Genève

Gérard DE HALLER, Institut de zoologie, Université, Genève.

Odette LIBERT, Station de zoologie expérimentale, Genève

Doris WEIHS, Station de zoologie expérimentale, Genève

Pierrette JEANNERET, Station de zoologie expérimentale, Genève

Etienne CHAROLLAIS, Station de zoologie expérimentale, Genève



N° 1. **Jean G. Baer.** — Revision critique de la sous-famille *Idiogeninae* Fuhrmann 1907 (Cestodes: *Davaineidae*) et étude analytique de la distribution des espèces. Avec 33 figures dans le texte.
(Institut de Zoologie, Neuchâtel.)

Travail dédié au professeur Emile Guyénot à l'occasion de son 70^e anniversaire, en témoignage d'estime et d'amitié.

SOMMAIRE

Introduction	4
Révision des espèces et des genres	5
Le genre <i>Ascometra</i> Cholodkowsky	5
<i>Ascometra vestita</i> Cholodkowsky 1912	5
<i>Ascometra gutterae</i> (Baylis 1914) nov. comb.	10
<i>Ascometra numida</i> (Fuhrmann 1909) nov. comb.	11
Le genre <i>Chapmania</i> Monticelli	14
<i>Chapmania brachyrhyncha</i> (Creplin 1853)	15
<i>Chapmania macrocephala</i> Fuhrmann 1943	17
<i>Chapmania tapika</i> (Clerc 1906)	20
<i>Chapmania tauricollis</i> (Chapman 1876)	21
Le genre <i>Otidiotaenia</i> Beddard	24
<i>Otidiotaenia conoideis</i> (Bloch 1782) nov. comb.	24
<i>Otidiotaenia macqueeni</i> (Woodland 1930) nov. comb.	29
<i>Otidiotaenia pinguis</i> (Fuhrmann 1904) nov. comb.	32
Le genre <i>Sphyrnchotaenia</i> Ransom	35
<i>Sphyrnchotaenia uncinata</i> Ransom 1911	35
Unité morphologique de la sous-famille <i>Idiogeninae</i>	37
Clé de détermination des genres et des espèces	40
Répartition des espèces chez les hôtes	41
Conclusions	46
Résumé	48
Bibliographie	48

INTRODUCTION

La sous-famille *Idiogeninae sensu* FUHRMANN (1932) *nec* LOPEZ-NEYRA (1954), renferme cinq genres et vingt et une espèces.

Le caractère propre à cette sous-famille est de posséder un organe parutérin qui fait son apparition dans les segments mûrs et à l'intérieur duquel sont accumulés les œufs. La totalité de ceux-ci se trouve ainsi protégée par une capsule de parenchyme de nature fibreuse, au moment où le segment gravidé, détaché, est expulsé.

Comme les hôtes hébergeant ces Ténias appartiennent à des groupes d'Oiseaux relativement circonscrits, spécialisés par leur biologie et, pour certains du moins, isolés sur des continents distincts, il nous a paru intéressant de chercher à établir l'évolution des espèces de Cestodes et d'examiner la portée éventuelle des conclusions sur l'évolution des hôtes eux-mêmes.

Toutefois, une étude de ce genre ne peut porter des fruits qu'à la condition d'être basée sur des données précises ainsi que sur la structure détaillée des Ténias en question. Il est indispensable d'avoir recours aux matériaux originaux pour ne pas être obligé de devoir se fier aux seules descriptions contenues dans la littérature helminthologique. Nous insistons d'autant plus sur cette nécessité qu'il existe une tendance actuelle à créer non seulement des espèces mais encore des genres basés sur les travaux des auteurs dont les descriptions sont souvent insuffisantes ou incomplètes. Cette façon de concevoir la révision taxinomique introduit dans les principes de classification une incohérence qui ne cesse de s'accroître et qui finira par masquer complètement les affinités véritables des genres entre eux.

Le genre *Idiogenes* Krabbe vient d'être révisé par MAHON (1954) sur la base des matériaux originaux. Depuis la parution de ce travail, une seule espèce nouvelle, *I. mahonae* Baer 1955 y a été ajoutée. Nous utiliserons les conclusions de cette étude dans la discussion générale (p. 39).

REVISION DES ESPÈCES ET DES GENRES

LE GENRE *Ascometra* CHOLODKOWSKY.*Ascometra vestita* Cholodkowsky 1912.

Syn. *Inermicapsifer otidis* Meggitt 1927.

Multicapsiferina otidis (Meggitt), Joyeux et Baer 1949.

Sobolovenia otidis (Meggitt), Spassky 1951.

Chapmania vestita (Cholodkowsky), Lopez-Neyra 1954.

Chapmania tapika (Clere), Lopez-Neyra 1954.

Hôtes: *Chlamydotis u. undulata* (Jacq.), *Ch. u. macqueenii* (Gray),
Lophotis ruficristata (Smith).

Distribution: Asie mineure, Afrique.

Etant en possession des paratypes de *I. otidis* Meggitt 1927, il nous a été possible d'étudier de façon complète cette intéressante espèce que nous avons d'ailleurs retrouvée dans du matériel provenant d'une Outarde du Transvaal. Nous avons également pu examiner deux spécimens bien conservé, récoltés par notre collègue R. Ph. DOLLFUS qui les a aimablement mis à notre disposition.

Quoique la description originale que CHOLODKOWSKY (1912) a consacrée à cette espèce, soit accompagnée de quatre figures, aucun auteur ne paraît avoir retrouvé ce Ver. Il est vrai que MEGGITT (1927: 446) le signale chez *Chlamydotis undulata* (Jacq.) (= *Otis houbara* Desf.) dans la collection Looss, au Caire et dans laquelle il ne semble y avoir eu que des exemplaires immatures, longs de 5 cm. Apparemment, MEGGITT ne s'est pas rendu compte que dans ce même matériel se trouvait le Cestode qu'il avait lui-même décrit (1927: 319) sous le nom de *Inermicapsifer otidis*. Nous avons d'ailleurs retrouvé des formes immatures parmi les paratypes de la collection Looss que cet auteur a donné, autrefois, à notre institut.

Ascometra vestita est la seule espèce de Ténia, signalée chez l'Outarde, dont le scolex soit dépourvu de rostre et de crochets. Il est vrai que CHOLODKOWSKY (*loc. cit.*: 45) parle d'un rostre rudimentaire, mais celui-ci ne se retrouve plus sur les coupes du

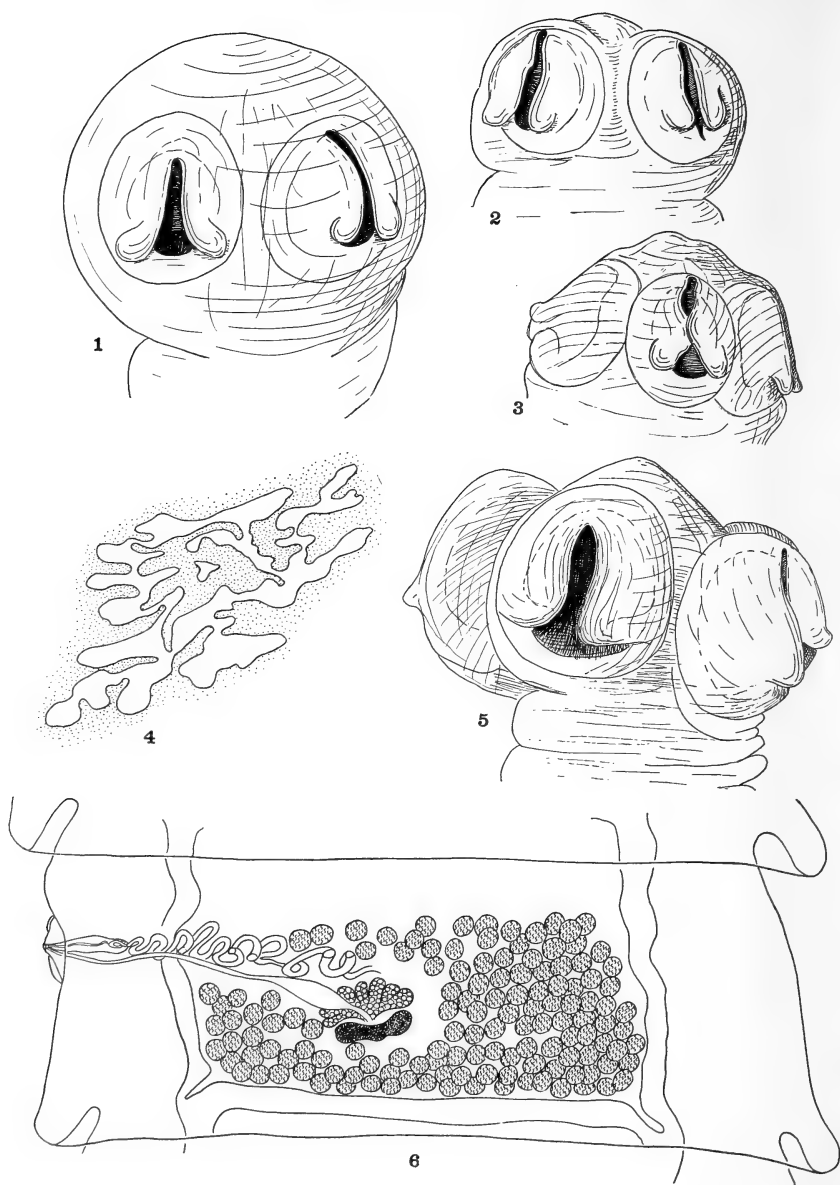


FIG. 1-6.

Ascometra vestita Cholodkovsky 1912. 1. Scolex du paratype de *I. otidis* Meggitt de la collection Looss (matériel mal conservé et gonflé); 2-3. Deux scolex de spécimens récoltés chez *Rufotis cristatus*, dessinés à la même échelle que la figure 1; 4. Portion d'une coupe horizontale d'un utérus jeune, montrant les ramifications; 5. Scolex d'un spécimen récolté chez *Chlamydotis undulata* (R. Ph. DOLLFUS legit); 6. Segment adulte dont l'atrium génital est évaginé.

scolex. Il s'agit, simplement, d'un état particulier de contraction de la région apicale du scolex (fig. 1-5). Ni CHOLODKOWSKY ni MEGGITT n'indiquent les dimensions des ventouses. Toutefois dans le dessin du scolex publié par l'auteur russe (*loc. cit.*: fig. 75) on

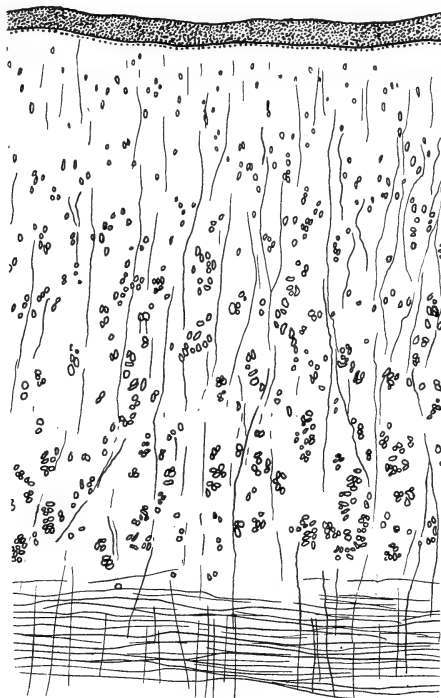


FIG. 7.

Ascometra vestita Cholodkowsky 1912. Portion d'une coupe transversale pour montrer le développement de la musculature.

constate que les ventouses sont de grande taille et que le bord extérieur de chacune d'elles présente, vers son milieu, une légère saillie. L'examen de plusieurs scolex nous a montré que chacune des ventouses est munie de deux prolongements musculeux, situés de façon symétrique. Suivant le degré de contraction du scolex, ces prolongements sont plus ou moins saillants mais toujours visibles quoique parfois avec peine lorsque le scolex est fortement contracté.

La longueur totale du Ver atteint 180 à 200 mm. dans les spécimens que nous avons examinés. MEGGITT (*loc. cit.*: 319) indique 100 à 200 mm. tandis que CHOŁODKOWSKY (*loc. cit.*: 45) observe 80 mm. seulement. Ces différences doivent être mises sur le compte du degré de contraction du strobila dont la musculature longitudinale est particulièrement bien développée. La largeur maximum du strobila est de 4 à 5 mm. Le scolex mesure 460 à 580 μ de diamètre et les ventouses, ovalaires, 230 à 297 μ sur 190 à 240 μ , suivant l'état de contraction. Elles sont munies, chacune, de deux petits prolongements musculaires déjà signalés plus haut.

Les pores sexuels alternent très irrégulièrement et l'on observe, dans certains strobila, une tendance marquée vers l'unilatéralité. Ils débouchent vers le milieu du bord latéral du segment. On ne trouve qu'une paire de vaisseaux excréteurs longitudinaux qui sont volumineux et représentent la paire de vaisseaux ventraux, réunis par un gros vaisseau transversal dans chaque segment. Il existe, de chaque côté, un très gros nerf longitudinal qui a 50 à 55 μ de diamètre et qui se trouve immédiatement en dehors et latéralement du vaisseau excréteur. La musculature longitudinale est formée de nombreux petits faisceaux irréguliers, disposés sur plusieurs couches qui s'étendent presque jusqu'à la cuticule (fig. 7). La musculature transversale forme deux larges bandes de fibres, dorsale et ventrale, délimitant le parenchyme médullaire. Les fibres dorso-ventrales sont très nombreuses et semblent augmenter de volume, en se contractant, dans le voisinage de l'organe parutéрин. Les conduits sexuels passent à la face dorsale du nerf et du vaisseau excréteur. Les testicules, de grande taille, sont très nombreux et forment un champ dorsal presque continu (fig. 6). Il y en a 200 à 250 entourant les glandes sexuelles femelles; ils sont disposés sur deux et parfois trois couches. La poche du cirre n'atteint même pas le nerf longitudinal poral dans les segments contractés. Elle mesure 180 à 240 μ de long sur 45 à 36 μ de diamètre. Sa paroi est épaisse, musclée et le cirre n'est pas armé. Dans la partie proximale de la poche du cirre on observe plusieurs boucles du canal déférent, mais il n'y a pas de vésicule séminale interne. En dehors de la poche du cirre, le canal déférent décrit de nombreuses circonvolutions qui sont entourées par de grosses cellules prostatiques. L'atrium génital est très profond et apparaît, dans les segments contractés, sous la forme d'un étroit canal venant déboucher au sommet d'une papille.

Toutefois, lorsque la musculature de l'anneau est relâchée, l'atrium génital peut s'évaginer partiellement ou parfois dans sa totalité, formant une papille saillante sur le bord latéral du segment (fig. 8). Les glandes sexuelles femelles sont à peu près médianes, la glande vitellogène étant située obliquement par rapport à l'ovaire et plus

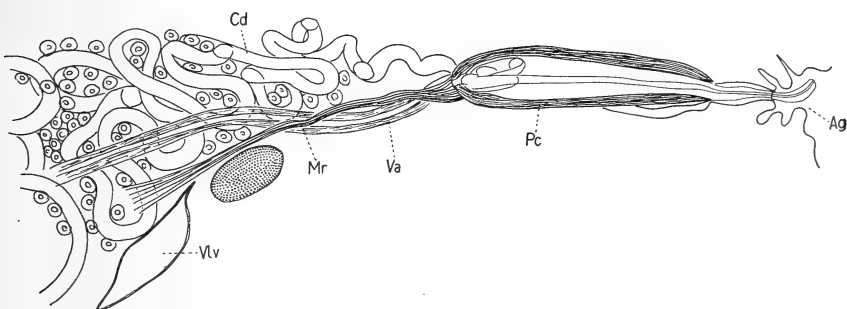


FIG. 8.

Ascometra vestita Cholodkowsky 1912. Portion d'une coupe transversale montrant les rapports de la poche du cirre, du vagin et du canal déférent avec le vaisseau excréteur longitudinal, ventral; Ag- atrium génital; Cd- canal déférent entouré de cellules prostatiques; Mr- muscle rétracteur de la poche du cirre; Pc- poche du cirre; Va- vagin; Vlv- vaisseau excréteur longitudinal, ventral.

près du centre du segment que celui-ci. Le vagin, dilaté dans sa partie proximale pour former un réceptacle séminal plus ou moins fusiforme, passe à la face ventrale de la poche du cirre et débouche dans l'atrium génital en arrière de celle-ci. Toute sa lumière est garnie de soies rigides. L'utérus, ramifié dès sa formation, possède une paroi nettement délimitée par une couche de cellules. Il s'étend sur toute la face ventrale du segment mais ne dépasse pas, latéralement, les vaisseaux excréteurs. Même rempli d'œufs, l'utérus possède une paroi intacte, quoique les lobulations soient très nombreuses ainsi que l'a fort bien dessiné CHOLODKOWSKY (*loc. cit.*: fig. 76). Il n'y a jamais formation de capsules utérines comme le prétend MEGGITT (*loc. cit.*: 319). Cet auteur a, probablement, été trompé par l'aspect très particulier, en coupe optique, des lobes de l'utérus remplis d'œufs ainsi que par la présence d'une substance granuleuse, contenue dans l'utérus, qui s'étale à la surface des œufs, donnant parfois l'illusion d'une capsule. Même dans les segments gravides où l'organe parutérin est déjà rempli d'œufs, la paroi de l'utérus demeure intacte. Les œufs sont gros, ils ont

64 μ de diamètre tandis que l'onchosphère mesure 50 μ de diamètre et les crochets de ce dernier, 19 à 23 μ .

La synonymie que nous avons établie ci-dessus fait clairement ressortir combien il est hasardeux de procéder à des remaniements taxinomiques sans voir les matériaux originaux. En effet, *I. otidis* dont l'identité avec *A. vestita* n'avait pas été reconnue jusqu'ici, a été placé, successivement, dans quatre genres distincts et dont un même, à savoir *Sobolovenia* Spassky fut créé spécialement pour cette espèce. La présence d'appendices musculaires sur les ventouses exclut ce Ténia du genre *Chapmania* auquel LOPEZ-NEYRA (*loc. cit.*: 49) a voulu l'assimiler. Il est vrai, toutefois, qu'au point de vue de l'anatomie des organes sexuels, *Ascometra* est nettement apparenté à *Ch. tapika* et nous reviendrons sur ce point dans la suite.

La nouvelle description de *A. vestita* et, notamment, la structure particulière du scolex et des ventouses, fait ressortir l'identité du genre *Octopetalum* Baylis 1914 avec le genre *Ascometra*. Rappelons que BAYLIS (1914: 414) avait créé ce genre pour une nouvelle espèce de Cestode trouvée chez une Pintade et classée par lui dans la sous-famille des *Paruterininae* Fuhrmann 1907 dans laquelle, d'ailleurs, CHOLODKOWSKY avait également logé le genre *Ascometra*. Plus tard, une deuxième espèce parasite de Pintade, *O. longicirrosum* Baer 1925 fut attribuée à ce genre et reconnue, dans la suite, par FUHRMANN et BAER (1943), comme étant identique à *Rhabdometra numida* Fuhrmann 1909. Par conséquent, ces deux espèces devront être transférées dans le genre *Ascometra* et incluses dans la sous-famille des *Idiogeninae* avec les diagnoses suivantes.

Ascometra gutterae (Baylis 1914) *n. comb.*

Syn. *Octopetalum gutterae* Baylis 1914.

Hôtes: *Guttera e. edouardi* (Hartl.), *Numida meleagris coronata* Gurney, *N. m. marungensis* Schalow.

Distribution: Congo belge, Nyassaland, Transvaal.

Longueur totale 90 mm. avec une largeur maximum de 2 mm. Le scolex mesure 640 à 700 μ de diamètre et les ventouses, 298 à 320 μ sur 250 à 270 μ . Les pores sexuels alternent irrégulièrement

et débouchent près du milieu du bord latéral du segment. Il existe un très petit vaisseau excréteur dorsal que BAYLIS n'a pas observé et qui disparaît d'ailleurs dans les segments mûrs. Les glandes sexuelles femelles sont médianes, entourées, comme chez *A. vestita*, par les testicules (fig. 9). Ceux-ci sont au nombre de 50 à 60. La poche du cirre mesure 228 à 274 μ sur 45 μ et, dans des segments très allongés, peut atteindre même 360 μ de long. Les œufs ont 80 à 100 μ de diamètre et l'onchosphère, 45 μ .

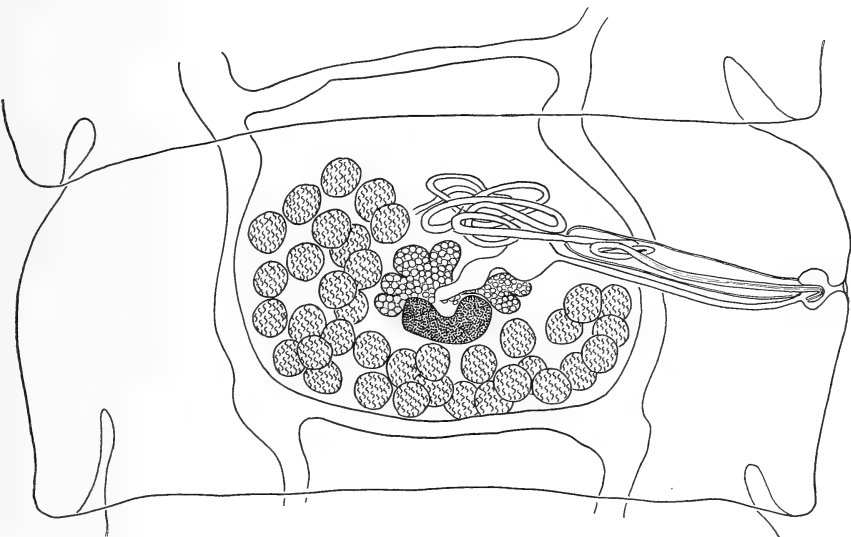


FIG. 9.

Ascometra gutterae (Baylis 1914). Anatomie d'un segment adulte.

Ascometra numida (Fuhrmann 1909). *n. comb.*

Syn. *Rhabdometra numida* Fuhrmann 1909.

Octopetalum longicirrosus Baer 1925.

Unciunia sudanea Woodland 1928, Baylis 1934.

Octopetalum numida (Fuhrmann 1909), Fuhrmann et Baer 1943.

Hôtes: *Numida m. meleagris* (L.), *N. m. macroceras* Erlang., *N. m. maxima* Neum., *N. m. reichenovi* Ogilvie-Grant, *Guttera e. edouardi* (Hartl.).

Distribution: Afrique au sud du Sahara.

Longueur totale 70 mm. avec une largeur maximum de 800 μ . Le scolex a 500 à 530 μ de diamètre et chacune des ventouses mesure 210 μ . Il existe également, chez cette espèce, un étroit canal excréteur dorsal. Les pores sexuels alternent irrégulièrement et débouchent vers le milieu du bord latéral du segment dans un atrium

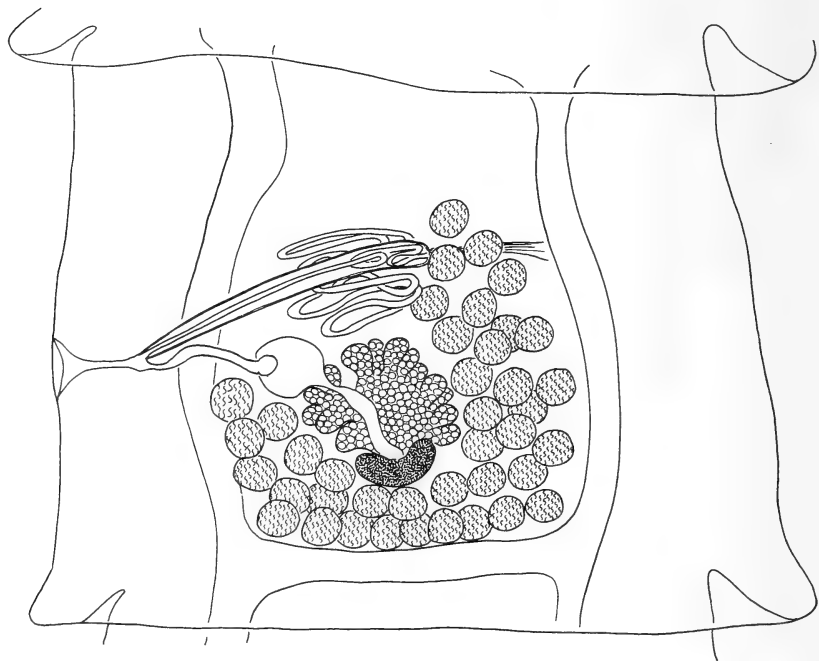


FIG. 10.

Ascometra numida (Fuhrmann 1909). Anatomie d'un segment adulte.

génital profond. La poche du cirre, très longue et étroite, atteint et dépasse de sa portion proximale, la ligne médiane du segment (fig. 10). Elle mesure 400 μ sur 34 μ et, comme chez l'espèce précédente, possède un muscle rétracteur. Les testicules, au nombre d'une cinquantaine, sont disposés comme chez les autres espèces mais il n'y a pas de testicules en avant du canal déférent et de la poche du cirre. L'utérus est fortement lobé et les œufs ont 96 μ de diamètre tandis que l'onchosphère mesure 27 à 32 μ de diamètre (fig. 11).

Il est possible, maintenant, de préciser la diagnose du genre *Ascometra* qui renferme désormais trois espèces.

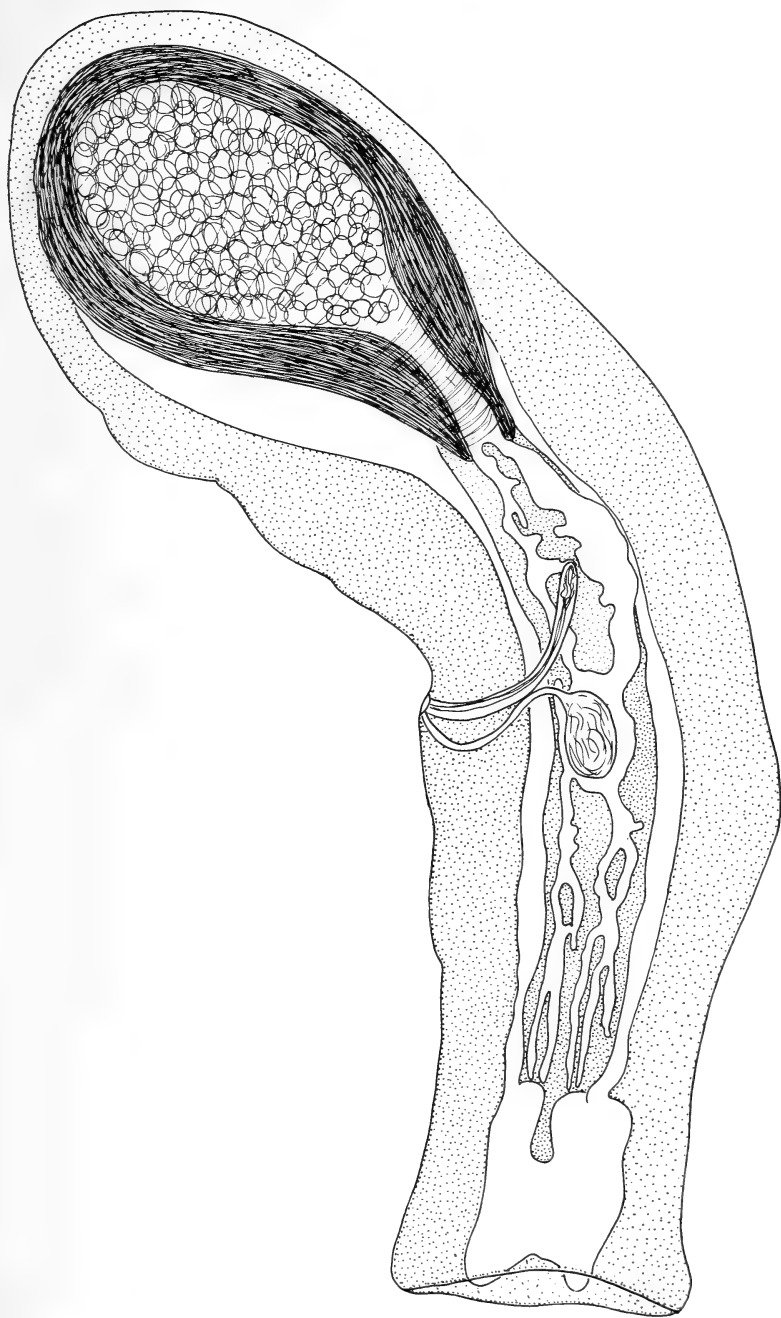


FIG. 11.

Ascometra numida (Fuhrmann 1909). Un segment gravide dont tous les œufs ont passé à l'intérieur de l'organe parutérin. L'utérus, vide, apparaît nettement ramifié et les vaisseaux excréteurs longitudinaux, ventraux, très dilatés, paraissent aboutir dans une ampoule qui représente le vaisseau excréteur transverse.

Diagnose du genre *Ascometra* Cholodkowsky 1912 (syn. *Inermicapsifer* Janicki 1904 p.p., *Octopetalum* Baylis 1914, *Multicapsiferina* Fuhrmann 1921 p.p., *Sobolevina* Spassky 1951, *Chapmania* Monticelli 1898 p.p.). *Idiogeninae* à scolex inerme et à ventouses munies chacune de deux papilles musculaires symétriques. Pores sexuels alternant irrégulièrement; conduits sexuels passant à la face dorsale du vaisseaux excréteur et du nerf. Musculature du strobila bien développée. Vaisseaux excréteurs dorsaux absents ou existant seulement dans les segments jeunes du strobila. Glandes sexuelles femelles médianes; utérus ramifié, persistant, se vidant dans un organe parutérin dans les segments gravides. Testicules nombreux, entourant les glandes sexuelles femelles. Parasites d'Oiseaux.

Espèce type: *Ascometra vestita* Cholodkowsky 1912.

Autres espèces: *A. gutterae* (Baylis 1914);

A. numida (Fuhrmann 1909).

GWYNN et HAMILTON (1935) ont découvert dans la cavité du corps d'un Criquet, *Nomadacris septemfasciata* Serv. au Tchad, des cysticercoïdes inermes dont les ventouses présentaient deux papilles musculaires. Un seul Criquet sur plusieurs centaines disséqués s'est trouvé être parasité. Les larves enkystées mesuraient, avec le kyste, 1,6 mm. sur 800 μ tandis que le cysticercoïde lui-même n'avait que 600 μ de long et 300 μ de large. Consulté par les auteurs cités, BAYLIS pense qu'il s'agit de larves du genre *Octopetalum* et, par conséquent, de *Ascometra*¹.

Il est intéressant de remarquer que les auteurs cités (*loc. cit.*: 554) ajoutent à la liste des Oiseaux prédateurs de Criquets et dans laquelle ne figurent pas les Pintades, que ces Insectes « may form an important item in the diet of some of the bustards which occur in this area ».

LE GENRE *Chapmania* MONTICELLI 1893.

Après étude d'un matériel considérable, nous ne maintenons dans le genre *Chapmania* plus que quatre espèces, à savoir, *Ch. bra-*

¹ Nous avons observé, parmi les Cestodes récoltés chez une Pintade au Congo belge, de nombreuses et très petites formes immatures. La plus petite n'avait que 240 μ de long avec un seul segment à peine ébauché. Le scolex mesurait 206 μ de diamètre et les ventouses, munies des appendices caractéristiques, 100 μ sur 91 μ .

chyrhyncha (Creplin), *Ch. macrocephala* Fuhrmann, *Ch. tapika* (Clere) et *Ch. tauricollis* (Chapman). Le Ver signalé récemment par BAER et FAIN (1955) sous le nom de *Ch. pinguis* (Fuhrmann) a été transféré dans le genre *Schistometra* Cholodkowsky vu que l'examen du scolex a révélé l'existence sur les ventouses, de papilles musculaires.

Les quatre espèces sont décrites ci-dessous.

Chapmania brachyrhyncha (Creplin 1853).

Syn. *Taenia brachyrhyncha* Creplin 1853.

Davainea brachyrhyncha (Creplin) Fuhrmann 1908.

Chapmania brachyrhyncha (Creplin) Fuhrmann 1932.

Hôte: *Cariama cristata* (L.).

Distribution: Brésil.

Il est curieux de constater que cette espèce, connue depuis un siècle, n'a jamais été décrite depuis que CREPLIN (1853: 64)¹ la mentionne pour la première fois. En relisant cette description, nous en avons retiré l'impression que le matériel examiné par CREPLIN et qu'il avait reçu du Brésil de BURMEISTER, renfermait deux espèces et non une et qu'à côté du *T. brachyrhyncha* se trouvait également le Cestode décrit, bien plus tard, sous le nom de *Idiogenes horridus* Fuhrmann 1909. Toutefois les préparations que nous possédons dans nos collections et qui ont été faites avec le matériel original de CREPLIN, correspondent à d'autres Cestodes de *Cariama* provenant également du Brésil.

La longueur totale est de 100 à 150 mm. et la plus grande largeur, 2 mm. Le scolex mesure 530 à 585 μ de diamètre et porte quatre ventouses saillantes, circulaires, qui ont 183 à 229 μ de diamètre. Le rostre mesure 229 à 274 μ de diamètre et porte environ 400 à 500 crochets, disposés suivant deux couronnes, et qui ont 15 à 17 μ de long (fig. 12). La forme des crochets est du type habituel pour les Davainéidés, cependant, la garde du crochet est plus incurvée que d'habitude. Les crochets sont implantés suivant

¹ Le travail de CREPLIN a paru en 1853 dans les *Comptes rendus de la Société des naturalistes de Halle*, mais le tiré à part ne fut publié qu'en 1854. Par conséquent, c'est la première date qui doit être retenue pour la description originale.

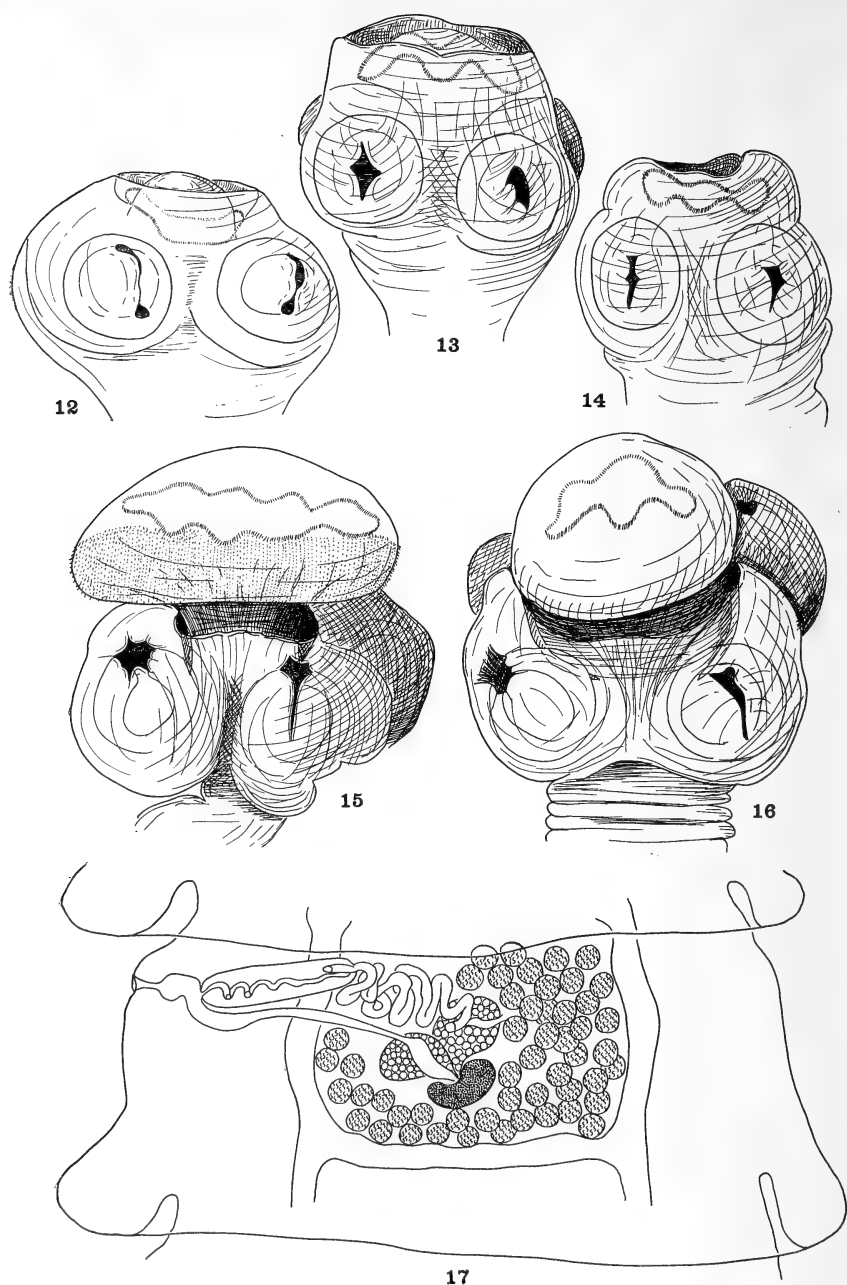


FIG. 12-17.

12. *Chapmania brachyrhyncha* (Creplin 1853). Scolex; 13-14. *Chapmania tapika* (Clerc 1906). Deux scolex avec rostres partiellement évaginés; 15-16. *Chapmania macrocephala* Fuhrmann 1943. Deux scolex avec rostres évaginés; 17. *Chapmania brachyrhyncha* (Creplin 1853). Anatomie d'un segment adulte.

une ligne festonnée dont les boucles sont symétriques par rapport aux faces dorsale et ventrale du scolex. La musculature longitudinale est très bien développée, formée par plusieurs couches de grosses fibres, réunies par faisceaux irréguliers situés à la limite du parenchyme médullaire. Les pores sexuels sont unilatéraux. Les conduits sexuels passent à la face dorsale du nerf et du vaisseau ventral. Il n'y a pas de vaisseaux excréteurs longitudinaux dorsaux. La poche du cirre est longue, elle atteint et, parfois même, dépasse, le vaisseau excréteur poral. Elle mesure 320 à 340 μ de long sur 100 à 105 μ de diamètre (fig. 17). Le canal déférent est fortement enroulé sur lui-même, en dehors de la poche du cirre, où il est entouré par des cellules prostatiques. Il y a environ 100 à 120 testicules qui se trouvent en arrière et sur les côtés des glandes sexuelles femelles ainsi qu'en avant de celles-ci dans la moitié antiporale du segment. Le vagin chemine à la face ventrale de la poche du cirre et se dilate dans sa partie proximale pour former un réceptacle séminal. La lumière du vagin est tapissée de courtes soies rigides. Les glandes sexuelles femelles ne présentent rien de particulier. L'utérus, fortement lobé, s'étend dans tout le segment, en arrière de l'organe parutérin. Les œufs ont 80 μ de diamètre tandis que l'onchosphère ne mesure que 45 μ avec des crochets longs de 23 μ . Ne disposant pas d'anneaux gravides, détachés, nous n'avons pas vu les œufs à l'intérieur de l'organe parutérin.

Chapmania macrocephala Fuhrmann 1943.

Hôtes: *Neotis denhami jacksoni* Bann. (= *Neotis cafra* (Licht.)),
Lissotis m. melanogaster (Rüpp.).

Distribution: Angola, Congo belge.

La longueur varie de 300 à 350 mm. et la plus grande largeur de 3 à 3,5 mm. Les derniers segments du strobila, prêts à se détacher, sont plus longs que larges tandis que tous les autres segments sont plus larges que longs ou carrés. Le scolex, de grande taille, a 900 μ à 1,3 mm. de diamètre suivant que le rostre est évaginé ou non. Les quatre ventouses sont relativement petites et inermes, mesurant 260 à 330 μ de diamètre. Le rostre, ovalaire, mesure 900 μ à 1,7 mm. de diamètre, sur 650 à 800 μ de long. Il porte une double couronne d'environ 1400 crochets longs de 12 à 13 μ , implantés suivant une

ligne festonnée (fig. 15-16). Toute la base du rostre, en arrière des crochets, est recouverte de petites épines.

La musculature longitudinale consiste en de très nombreuses fibres qui occupent presque tout le parenchyme cortical et ne



FIG. 18.

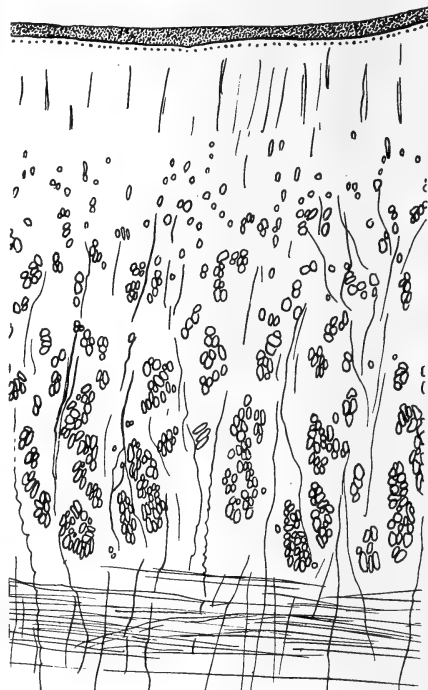


FIG. 19.

18. *Chapmania macrocephala* Fuhrmann 1943. Coupe transversale pour montrer les faisceaux irréguliers de la musculature longitudinale; 19. *Chapmania tauricollis* (Chapman 1876). Coupe transversale montrant les gros faisceaux formés par la musculature longitudinale.

forment des faisceaux réguliers qu'à la limite de celui-ci avec le parenchyme médullaire (fig. 18). Les muscles transverses forment deux larges bandes dorsale et ventrale. Les vaisseaux excréteurs longitudinaux, dorsaux, font défaut et les vaisseaux ventraux, très gros, sont réunis par une commissure transversale dans chaque anneau. Les pores sexuels sont unilatéraux et les conduits sexuels passent à la face dorsale du vaisseau excréteur ventral et du nerf. Le nombre des testicules, indiqué par FUHRMANN (1943: 459)

serait de 90 à 100. Toutefois, un nouvel examen du matériel décrit par cet auteur, complété par celui de matériel provenant du Congo belge, nous montre que ce chiffre est un peu trop élevé et qu'il y a, en moyenne, 75 à 80 testicules par segment. La poche du cirre a 335 à 370 μ de long sur 60 à 90 μ de diamètre. Sa paroi est puissamment musclée. En dehors de la poche du cirre, le canal

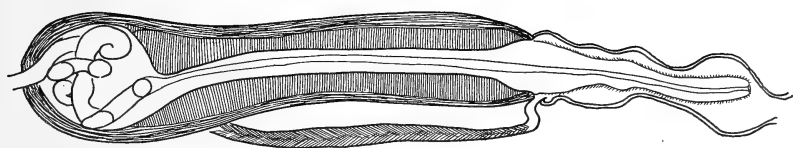


FIG. 20-21.

20. *Chapmania macrocephala* Fuhrmann 1943. Coupe transversale de la poche du cirre et du vagin, entouré d'un puissant sphincter. Le canal déférent, à l'intérieur de la poche du cirre, est entouré de fibres musculaires ;
 21. *Chapmania tauricollis* (Chapman 1876). Coupe transversale de la poche du cirre et du vagin pour montrer la puissante musculature longitudinale et circulaire de la poche du cirre.

déférent, entouré de grosses cellules prostatiques, est fortement enroulé sur lui-même. Dans la portion proximale de la poche du cirre, le canal déférent, enroulé sur lui-même, est entouré d'une gaine de fibres musculaires et le cirre est armé de fines soies. L'atrium génital est profond, à paroi épaisse, s'élargissant à l'endroit où débouchent la poche du cirre et le vagin. Ce dernier s'ouvre au fond d'un entonnoir dont les parois sont tapissées de longues soies et dont la partie la plus étroite est entourée par un gros muscle sphincter. Le vagin est garni de fines soies et se dilate, dans sa portion proximale, en un réceptacle séminal fusiforme (fig. 20).

Les glandes sexuelles femelles sont à peu près médianes et ne présentent rien de particulier. L'utérus, fortement lobé, refoule les testicules vers la partie postérieure du segment. L'organe parutérin, rempli d'œufs, mesuré 488 à 550 μ de diamètre. Les œufs ont 78 à 80 μ de diamètre et l'onchosphère, 55 à 60 μ avec des crochets longs de 22 μ .

Chapmania tapika (Clerc 1906).

Syn. *Idiogenes tapika* Clerc 1906.

Chapmania tapika (Clerc 1906) Fuhrmann 1908.

Hôte: *Tetrax tetrax* (L.).

Distribution: Europe et Asie.

La description originale publiée par CLERC (1906: 722) contient de nombreuses contradictions qui nous inclinent à penser que cet auteur a eu affaire à deux espèces au moins. Il dit, en effet (*loc. cit.*: 723) que les conduits sexuels passent *entre* les vaisseaux excréteurs. Or, chez toutes les espèces du genre et chez *Ch. tapika* en particulier, les vaisseaux excréteurs longitudinaux dorsaux font défaut. D'autre part, CLERC affirme que les ventouses sont armées de minuscules épines très caduques, un caractère qui n'a été observé, jusqu'ici, que dans quelques rares espèces du genre *Idiogenes*. Toutefois, nous considérerons que l'étude consacrée par SKRJABIN (1914: 400) à cette espèce, constitue une première révision. Nous avons d'ailleurs retrouvé *Ch. tapika*, qui paraît absolument typique pour l'Outarde canepetière, sous le n° 356 du Musée de Vienne.

La longueur totale est de 160 à 200 mm. et la plus grande largeur, 2 mm. Le scolex a 400 à 457 μ de diamètre et les quatre ventouses, relativement petites, mesurent 188 à 200 μ sur 160 μ chacune. Le rostre a 160 à 270 μ de diamètre et porte une double couronne de 400 à 500 crochets longs de 11 à 13 μ . SKRJABIN (*loc. cit.*: 400) trouve 600 crochets longs de 16 μ tandis que CLERC (*loc. cit.*: 722) n'en a compté que 300, également longs de 16 μ . Ces crochets sont implantés suivant une ligne festonnée (fig. 13-14).

La musculature longitudinale est relativement moins fortement développée que dans les deux espèces précédentes. On trouve

que les faisceaux formés de quelques fibres seulement sont répartis sans aucun ordre dans le parenchyme cortical. Il n'existe qu'une seule paire de gros vaisseaux excréteurs longitudinaux ventraux. Les pores sexuels alternent irrégulièrement et débouchent dans le tiers antérieur du bord latéral du segment. La poche du cirre, relativement petite, atteint le vaisseau excréteur poral lorsque le segment est contracté. Elle mesure 220 à 275 μ sur 46 à 50 μ . On trouve 95 à 120 testicules qui entourent les glandes sexuelles femelles sur trois côtés (fig. 22). Le nombre des testicules évalué par SKRJABIN (*loc. cit.*) nous paraît nettement trop élevé (150 à 200). Les glandes sexuelles femelles se trouvent dans la moitié porale du segment et la portion distale du vagin est entourée d'un muscle sphincter à l'endroit où le vagin débouche dans l'atrium génital, en arrière de la poche du cirre. L'utérus est fortement lobé et les œufs mesurent 90 μ de diamètre. L'ouchosphère a 50 à 57 μ de diamètre.

Chapmania tauricollis (Chapman 1876).

Syn. *Taenia tauricollis* Chapman 1876.

Taenia argentina Zschokke 1888.

Chapmania tauricollis (Chapmann) Monticelli 1893.

Davainea tauricollis (Chapman) Fuhrmann 1896.

Capsodavainea tauricollis (Chapman) Fuhrmann 1901.

Hôte: *Rhea americana* (L.).

Distribution: Brésil, Argentine.

La longueur de cette espèce atteint 210 mm. et la plus grande largeur, 5 mm. Le scolex a 600 à 680 μ de diamètre et chacune des ventouses circulaires, 230 à 280 μ de diamètre. Le rostre, large de 250 μ , porte une double couronne de 950 à 1100 crochets longs de 10 à 12 μ , implantés, comme chez les autres espèces, suivant une ligne festonnée. Le rostre lui-même, en arrière des crochets, est recouvert de minuscules épines.

La musculature longitudinale est fortement développée, composée de faisceaux de grandeur variable et dont les plus grands sont situés à la limite interne du parenchyme cortical (fig. 19). Les muscles transverses et dorso-ventraux, sont également très bien développés. Il n'y a qu'une seule paire de vaisseaux excréteurs

longitudinaux, réunis, dans chaque segment, par un vaisseau transverse. Les pores sexuels alternent irrégulièrement et débouchent au fond d'un atrium génital très profond, à paroi musculaire. La poche du cirre est de très grande taille puisqu'elle atteint la ligne médiane du segment de sa partie proximale. Elle mesure 550 à 560 μ de long sur 90 à 120 μ de diamètre. Sa paroi, épaisse de 36 μ , est constituée essentiellement par des muscles circulaires à l'extérieur desquels se trouvent des fibres spiralées et longitudinales.

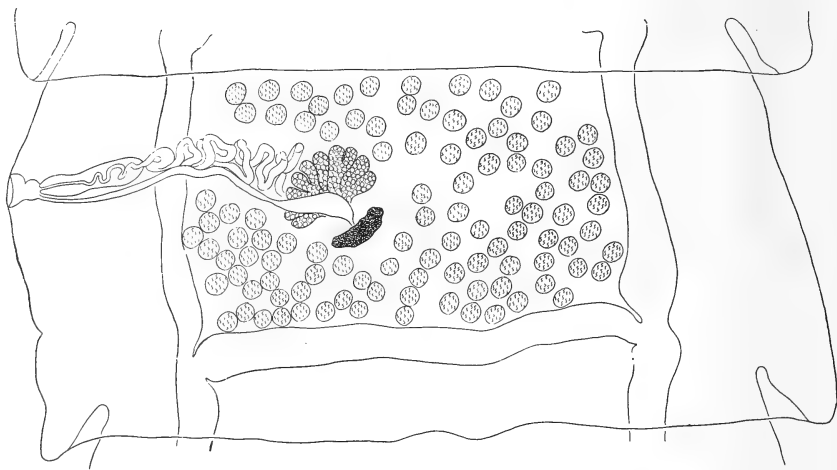


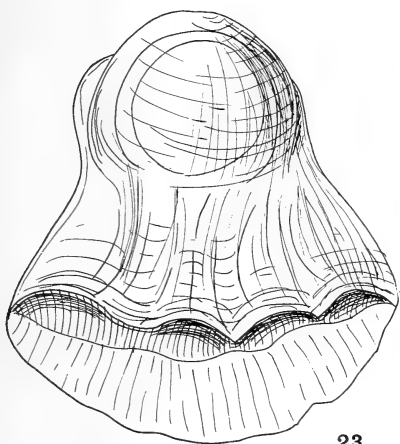
FIG. 22.

Chapmania tapika (Clerc 1906). Anatomie d'un segment adulte.

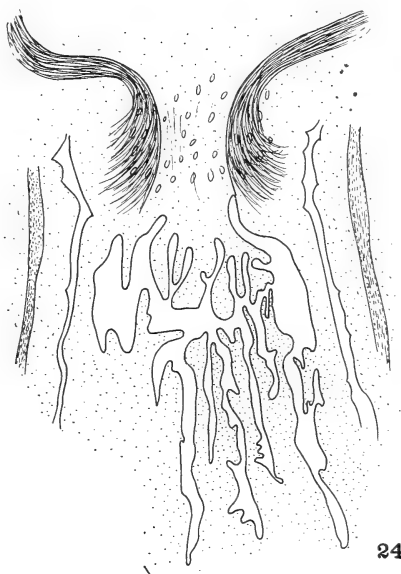
Le cirre est recouvert, dès sa base, de longues et très fines soies. La poche du cirre passe à la face dorsale du vaisseau excréteur tandis que le vagin, d'abord ventral par rapport à la poche du cirre, croise celle-ci à sa face dorsale pour déboucher dans l'atrium génital (fig. 21). L'atrium génital débouche dans la moitié antérieure du bord latéral du segment. Les glandes sexuelles femelles sont médianes. L'utérus est très fortement lobé et nous confirmons entièrement les observations de BEDDARD (1915: 439), à savoir qu'à aucun moment les œufs ne se trouvent enfermés dans des capsules ovifères ainsi que l'avait supposé FUHRMANN (*loc. cit.*: 121, fig. 5) et comme l'a répété SKRJABIN (1914: 399). Il arrive que dans un utérus relativement jeune, les ramifications, vues en coupe, apparaissent isolées avec les œufs qu'elles englobent. Toutefois, une

série ininterrompue de coupes permet de réfuter l'hypothèse de capsules ovifères (fig. 24). Les œufs ont $65\ \mu$ de diamètre et les onchosphères 37 à $40\ \mu$ avec des crochets longs de $18\ \mu$.

Les anneaux gravides, détachés, ont $5\ \text{mm.}$ de long et l'organe parutérin, contenant tous les œufs, a $2\ \text{mm.}$ de diamètre (fig. 23).



23



24

FIG. 23-24.

Chapmania tauricollis (Chapman 1876). 23. Un segment gravide, détaché, trouvé libre sur le sol; 24. Coupe passant au niveau de l'utérus et de la base de l'organe parutérin. On aperçoit, latéralement, les deux nerfs longitudinaux ainsi que les deux vaisseaux excréteurs longitudinaux, ventraux.

Ces anneaux, une fois expulsés, demeurent mobiles et se déplacent sur l'herbe ainsi que cela nous a été communiqué par le Dr FIEDLER qui en a recueilli dans l'enclos des Nandous du jardin zoologique de Zurich.

Diagnose du genre *Chapmania* Monticelli 1893 (syn. *Idiogenes* Krabbe 1867 p.p., *Davainea* R. Blanchard 1891, p.p., *Capsodavainea* Fuhrmann 1901, *Bertia* R. Blanchard 1891, p.p., *Bertiella* Stiles et Hassall 1902, p.p., *Anoplocephala* E. Blanchard 1848, p.p., *Ophryocotyloides* Fuhrmann 1920, p.p.) *Idiogeninae* pouvant atteindre une

grande taille, segments généralement plus larges que longs sauf les segments gravides. Scolex avec ventouses circulaires et un rostre généralement volumineux armé d'une double couronne de très nombreux crochets, souvent implantés suivant une ligne festonnée. Base du rostre recouvert de minuscules épines très caduques. Pores sexuels alternant irrégulièrement, rarement unilatéraux. Conduits sexuels passant à la face dorsale du vaisseau excréteur ventral et du nerf. Vaisseau excréteur dorsal absent. Glandes sexuelles femelles médianes ou légèrement porales. Utérus fortement ramifié. Testicules nombreux, entourant les glandes sexuelles femelles. Parasites d'Oiseaux.

Espèce type: *Chapmania tauricollis* (Chapman 1876).

Autres espèces: *Ch. brachyrhyncha* (Creplin 1853).

Ch. macrocephala Fuhrmann 1943.

Ch. tapika (Clerc 1906).

LE GENRE *Otidiotaenia* BEDDARD 1912.

Otidiotaenia conoideis (Bloch 1782) *nov. comb.*

Syn. *Taenia conoideis* Bloch 1782.

Taenia cuneata Batsch 1786.

Schistometra togata Cholodkowsky 1912.

Otidiotaenia eupodotidis Beddard 1912.

Schistometra conoideis (Bloch) Skrjabin 1914.

Schistometra embiensis Cholodkowsky 1915. ⁽¹⁾

Schistometra wettsteini Weithofer 1916.

Hôtes: *Otis tarda* L. *Choriotis arabs* (L.), *Ch. kori* (Burch.), *Lophotis ruficristata* (Smith), *Neotis denhami* (Child.), *Lissotis melano-gaster* (Rüpp.).

Distribution: Afrique, Asie.

C'est sous le nom de *Taenia articulis conoideis* que BLOCH (1782: 13) décrit des Ténias trouvés par lui chez des Canards ainsi que chez l'Outarde. Toutefois, les Vers représentés par cet auteur (pl. 3, fig. 1) ne correspondent pas à un Cestode de Canard mais bien

¹ C'est par erreur que CHOLODKOWSKY (1916: 41) attribue cette espèce à DOPPELMAYR.

à une espèce qui se rencontre chez l'Outarde. En outre, BLOCH a remarqué que, chez le Ver décrit et figuré, les derniers segments étaient colorés en jaune-orange, ce qu'il attribue à l'action de la bile de l'hôte sur le Ver. Remarquons que CHOLODKOWSKY (1913: 227), BEDDARD (1918: 195) ainsi que SKRJABIN (1914: 403) ont observé le même phénomène et que le premier de ces auteurs a, en outre, observé la disparition de la couleur dans l'alcool. Par conséquent, en dépit de la description imprécise de BLOCH, on peut parfaitement admettre que cet auteur a bien décrit un Cestode d'Outarde sous le nom qui figure plus haut. BATSCH (1786: 190) reprenant la description et une partie de l'illustration de BLOCH, nomme ce Ver *Taenia cuneata* et lui attribue comme hôtes, selon BLOCH, les Canards et l'Outarde. Deux ans plus tard, SCHRANK (1788: 45) indique *Taenia conoidea* comme ne se trouvant que chez les Canards. Enfin, RUDOLPHI (1810: 123) assimile l'espèce décrite par BLOCH à *T. infundibuliformis* de GOEZE (1782), estimant sans doute que les dessins publiés par BLOCH étaient insuffisants (*ic. mediocr.*).

Nous nous rallions à l'opinion émise par SKRJABIN (*loc. cit.*: 404) et conservons à cette espèce le nom que BLOCH lui a attribué le premier en dépit de l'opposition soulevée par CHOLODKOWSKY (1915: 164). Ce dernier affirme qu'il existe, chez l'Outarde, deux espèces attribuables au genre *Schistometra*, à savoir *S. togata* Cholodkowsky 1912 et *S. embiensis* Cholodkowsky 1915 et que c'est la deuxième que SKRJABIN aurait décrite sous le nom de la première ! Or, tous les matériaux que nous avons examinés démontrent qu'il n'y a qu'une seule espèce de *Schistometra* parasite de l'Outarde d'Eurasie et que, par conséquent, le point de vue soutenu par l'auteur russe ne saurait être adopté.

Il n'y a aucun doute que *Otidiotaenia eupodotidis* Beddard 1912, récolté par cet auteur chez *Choriotis (Eupodotis) kori* (Burch.) et dont nous avons pu examiner quelques segments, soit identique à l'espèce décrite par CHOLODKOWSKY. Cependant, l'identité de ces deux espèces pose un problème délicat de nomenclature car les deux genres *Schistometra* et *Otidiotaenia* ont été créés la même année.

SKRJABIN (*loc. cit.*) adopte, sans autre, le nom générique proposé par CHOLODKOWSKY et place *Otidiotaenia* en synonyme. En quoi il a été suivi par tous les auteurs subséquents. Seul BEDDARD (1920: 205) s'en étonne et, le premier, pose la question de la date de

publication du mémoire de CHOŁODKOWSKY en faisant remarquer que sa propre note est parue au mois de mars 1912 (elle fut présentée à la Société zoologique de Londres dans la séance du 21 novembre 1911).

Le mémoire de CHOŁODKOWSKY n'a pas été publié dans un périodique et porte la seule mention « St. Petersbourg 1912 ». Malgré toutes les démarches que nous avons faites, il ne nous a pas été possible de préciser cette date¹. Toutefois, pour les raisons que nous indiquons ci-dessous, nous pensons que la priorité doit revenir à BEDDARD et par conséquent, que le genre *Schistometra* doit tomber en synonymie devant *Otidiotænia*.

Dans l'introduction de son mémoire, CHOŁODKOWSKY (*loc. cit.* : 3) indique l'état de la collection helminthologique du Musée zoologique de l'Académie Impériale Militaire de Médecine, en date du 1^{er} septembre 1911. Or, la bibliographie ne cite pas l'étude que Clerc a consacrée aux *Matériaux pour la faune helminthologique du Gouvernement d'Orel*, que cet auteur dit avoir achevée le 23 janvier 1911, mais dont la date de publication n'est pas connue. Remarquons, toutefois, que ce dernier travail a certainement dû paraître vers la fin de l'année 1911 puisque le compte rendu n'en a été publié que le 27 avril 1912 dans le volume 52 du *Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde*.

Enfin, en date du 19 septembre 1912, CHOŁODKOWSKY (1913: 221) présentait à l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg, une note, en français, consacrée aux diagnoses des espèces nouvelles qu'il avait décrites, en russe, dans son mémoire antérieur. Or, la date indiquée implique, pensons nous, que le mémoire publié en russe doit donc être postérieur à mars 1912 et, par conséquent, que c'est à la note de BEDDARD que doit revenir la priorité.

D'autres arguments qui nous conduisent à adopter ce point de vue sont tirés des descriptions originelles. En effet, aucun des Vers examinés par CHOŁODKOWSKY ne possédait de scolex et c'est par analogie anatomique avec le genre *Ascometra* que l'auteur russe

¹ Nous remercions particulièrement le professeur E. N. PAVLOWSKY, de l'Académie des sciences de l'U.R.S.S., des précieux renseignements qu'il nous a fournis, confirmant l'impossibilité de fixer la date de parution de ce mémoire. Notre reconnaissance va également à M. A. C. TOWNSEND, bibliothécaire au British Museum (Nat. Hist.), ainsi que le Dr E. W. PRICE, responsable de la bibliographie helminthologique fondée par STILES et HASSALL à Washington, pour les recherches auxquelles ils se sont livrés sur notre demande.

attribue son genre à la sous-famille *Paruterininae* Fuhrmann 1907. Quoique la description fournie par BEDDARD soit parfois confuse, son matériel est intact et la coupe du scolex ne laisse aucun doute. Il est vrai que l'auteur anglais n'a pas vu les appendices musculaires des ventouses, mais ceux-ci sont parfois difficiles à observer ainsi que nous avons pu nous en convaincre nous-même. Enfin, dans un travail paru en septembre 1914, BEDDARD redécrit l'organe parutérin et constate qu'il existe une parenté évidente entre *Otidiotaenia* et *Chapmania tapika* (Clere), ce qui l'entraîne à attribuer son genre à la sous-famille *Idiogeninae* Fuhrmann 1907. Ainsi, sans avoir eu connaissance du travail de SKRJABIN (*loc. cit.*) paru le 25 avril de la même année, il est parvenu aux conclusions identiques de cet auteur, qui, le premier, signalait la présence des papilles musculeuses des ventouses¹.

S. wetsteini a été décrit très sommairement par WEITHOFER (1916: 312) qui a eu entre les mains du matériel provenant de *Choriotis arabs* (L.). Cette description n'est accompagnée d'aucune mesure et seule la présence de 60 (?) testicules permet de se demander si l'espèce est valable ou non. Comme il n'est pas possible de retrouver le matériel original et que l'on peut compter fréquemment sur une coupe, 60 testicules chez *O. conoideis*, nous assimilons *S. wetsteini* à l'espèce de BLOCH.

La longueur totale du Ver varie considérablement à cause de la très puissante musculature longitudinale du strobila. Elle est de 150 à 300 mm. et la plus grande largeur, 6 à 11 mm. Le scolex a 650 à 860 μ de diamètre suivant son degré de contraction et l'état de conservation du matériel; un scolex légèrement macéré gonfle dans le liquide fixateur. Les ventouses ont 230 à 360 μ de diamètre et sont munies, chacune, de deux papilles musculaires presque toujours très visibles. Le rostre mesure 250 à 300 μ de diamètre et porte une double couronne de 400 à 500 crochets, longs de 9 à 10 μ . La musculature longitudinale est formée de plusieurs couches de gros faisceaux (fig. 29) entre lesquels on voit, nettement, les très nombreuses fibres dorso-ventrales. La musculature transverse forme deux bandes bien délimitées, dorsale et ventrale. Il y a quatre vaisseaux excréteurs longitudinaux dont les

¹ Ce caractère avait bien été observé par FUHRMANN (1909: 19, fig. 14) qui croyait, cependant, avoir affaire au scolex de *Chapmania tapika* !

deux dorsaux, à lumière très réduite, se trouvent du côté médian par rapport aux vaisseaux ventraux de gros calibre. Ceux-ci sont reliés par un vaisseau transversal dans chaque segment. Les pores sexuels alternent irrégulièrement et les conduits sexuels passent entre les vaisseaux excréteurs longitudinaux et à la face dorsale du nerf. La poche du cirre, volumineuse, mesure 455 à 600 μ de long sur 98 à 117 μ de diamètre. Sa paroi épaisse est très musclée et sa partie proximale atteint, ou dépasse même, le vaisseau excréteur ventral, poral (fig. 25). Le cirre, armé d'épines, est long. Le canal déférent est très fortement enroulé sur lui même avant de pénétrer dans la poche du cirre; il est, en outre, entouré d'une couche de grosses cellules prostatiques. La poche du cirre débouche au fond d'un atrium génital dont une partie peut s'évaginer et former ainsi une papille génitale. Tout le fond de l'atrium est tapissé de fines soies, très serrées. Il est difficile de se faire une opinion sur le nombre exact des testicules, car ces glandes sont toujours très grandes, 48 à 65 μ de diamètre et se trouvent comprimées les unes contre les autres dans la plupart des strobila. SKRJABIN (*loc. cit.*: 405) estime leur nombre de 150 à 200, toutefois ce chiffre nous paraît nettement trop élevé. Après avoir examiné de nombreux échantillons, nous pensons qu'il n'y a pas plus de 90 à 150 testicules par segment. Ils sont situés sur les côtés et en arrière des glandes sexuelles femelles et parfois même, lorsque les segments sont peu contractés, en avant de celles-ci, du côté antiporal. Cependant, dès que l'utérus fait son apparition, les testicules sont refoulés vers la partie postérieure du segment. Le vagin débouche à la face ventrale de la poche du cirre et, parfois, en arrière de celle-ci, dans l'atrium général. Dans la majorité des cas le vagin chemine à la face ventrale de la poche du cirre, mais on peut observer, occasionnellement, qu'il se trouve à la face dorsale de cet organe. Dans sa portion proximale, le vagin se dilate pour former un réceptacle séminal fusiforme. Les glandes sexuelles femelles se trouvent dans la moitié porale du segment et ne présentent rien de particulier. L'utérus, très fortement lobé, occupe finalement tout le segment, en arrière de l'organe parutérin. Il est toujours persistant et à aucun moment ne se résout en capsules ovifères ainsi que le prétend SKRJABIN (*loc. cit.*: 403). Il s'agit, de la part de cet auteur, d'une erreur d'interprétation de même nature que celle qu'il a commise dans le cas déjà signalé de *Ch. tauricollis*.

Les œufs ont 90 μ de diamètre et l'onchosphère mesure 50 μ de diamètre avec des crochets longs de 23 μ .

Otidiotaenia macqueeni (Woodland 1930) *nov. comb.*

Syn. *Paraschistometra macqueeni* Woodland 1930.

Otidiotaenia macqueeni (Woodland) Fuhrmann 1932.

Schistometra korhaani Ortlepp 1938.

Hôtes: *Afrodis atra afroides* (Smith), *Chlamydotis undulata macqueenii* (Gray), *Eupodotis senegalensis barrowii* (Gray), *Lophotis ruficristata* (Smith).

Distribution: Afrique.

Quoique la description originale de cette espèce, publiée par WOODLAND (1930: 214), contienne de très nombreuses erreurs d'interprétation et que cet auteur ait confondu, entre autres, l'utérus avec l'ovaire, nous avons pu nous convaincre que *Sch. korhaani* Ortlepp 1938 en est synonyme. Nous possédons dans nos collections des exemplaires que nous attribuons à cette dernière espèce, et dont le scolex, contracté, ressemble exactement à la figure publiée par WOODLAND (*loc. cit.*: fig. 1) pour le scolex de *O. macqueeni* (fig. 26). Il est, d'autre part, très difficile d'observer les papilles sur les ventouses de cette espèce et il n'y a rien d'étonnant que WOODLAND ne les ait pas vues, d'autant plus que des structures similaires lui ont échappé à une autre occasion déjà (voir BAYLIS 1934).

Les plus grands exemplaires que nous ayons examinés avaient 160 mm. de long et atteignaient une largeur maximum de 3 mm. Le scolex a 460 à 550 μ de diamètre et chacune des ventouses, 165 à 170 μ . Les papilles musculeuses sont bien visibles sur les ventouses non contractées. Le rostre a 270 à 280 μ de diamètre et porte une double couronne de 700 à 800 crochets longs de 9 à 11 μ . Ils sont implantés suivant une ligne festonnée qui est interrompue latéralement de sorte que l'on peut distinguer une ligne ventrale et une ligne dorsale d'implantation des crochets.

Les pores sexuels alternent irrégulièrement et l'on peut observer plusieurs segments successifs dans lesquels les pores sexuels s'ouvrent du même côté. Les conduits sexuels passent tantôt entre

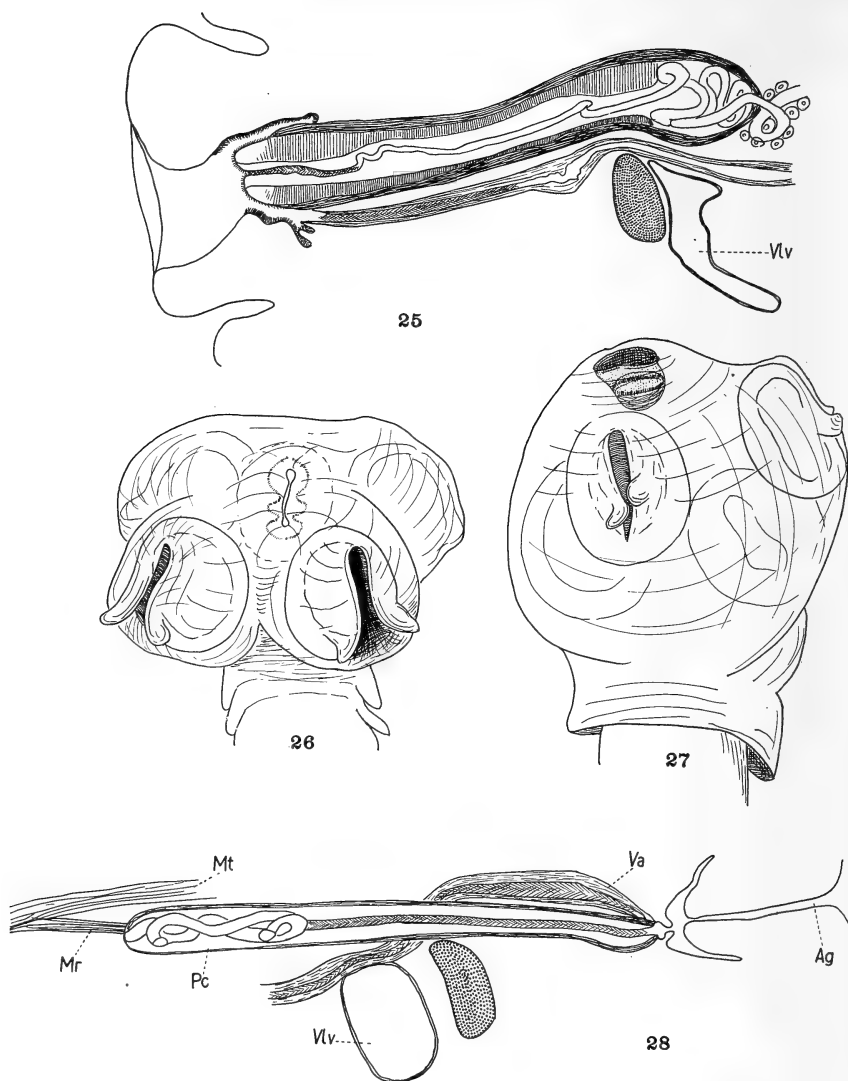


FIG. 25-28.

25. *Ouidiotaenia conoideis* (Bloch 1782). Coupe transversale passant par l'atrium génital, en partie évaginé, montrant les rapports de la poche du cirre et du vagin avec le nerf et le vaisseau excréteur longitudinal, ventral; 26. *Ouidiotaenia macqueeni* (Woodland 1930). Scolex avec rostre rétracté; 27. *Ouidiotaenia pinguis* (Fuhrmann 1904). Scolex de l'exemplaire type; 28. *Ouidiotaenia pinguis* (Fuhrmann 1904). Coupe transversale passant par l'atrium génital d'un segment fortement contracté, montrant les rapports de la poche du cirre et du vagin avec le vaisseau et le nerf longitudinaux; Ag- atrium génital; Mr- muscle rétracteur de la poche du cirre; Mt- musculature transversale du segment; Pc- poche du cirre; Va- vagin; Vlv- vaisseau excréteur longitudinal, ventral.

les vaisseaux excréteurs longitudinaux et à la face dorsale du nerf, tantôt à la face dorsale des vaisseaux et du nerf.

Les deux paires de vaisseaux excréteurs longitudinaux sont disposés de façon telle que les deux vaisseaux dorsaux se trouvent du côté médian des vaisseaux ventraux correspondant et qui sont beaucoup plus gros. Nous avons observé que le trajet des vaisseaux dorsaux est en général très sinueux et que, sur les coupes transversales, le vaisseau apparaît tantôt à la face ventrale tantôt à la face dorsale du parenchyme médullaire. C'est sans doute la raison pour laquelle les conduits sexuels semblent parfois passer à la face dorsale des deux vaisseaux excréteurs. La musculature est très fortement développée et les fibres longitudinales sont groupées en plusieurs couches de gros faisceaux. Les fibres transverses forment deux larges bandes dorsale et ventrale. La poche du cirre est plus petite que celle de l'espèce précédente, et n'atteint jamais le vaisseau excréteur ventral, poral. Elle a 136 à 160 μ de long et renferme un cirre finement armé d'épines. La poche du cirre débouche au fond d'un atrium génital profond et c'est sans doute celui-ci que ORTLEPP (1938: 28) a mesuré avec la poche du cirre puisqu'il trouve à celle-ci une longueur de 200 à 300 μ . Cette dimension n'est cependant jamais atteinte dans aucun des nombreux spécimens que nous avons examinés et qui se trouve à divers états de contraction. Le diamètre de la poche du cirre est de 40 à 45 μ et sa paroi est musclée. Comme chez l'espèce précédente, le canal déférent est fortement enroulé sur lui-même avant de pénétrer dans la poche du cirre. Il est également entouré de grosses cellules prostatiques. Le nombre des testicules est difficile à évaluer, mais nous l'estimons de 60 à 65. Ils sont de grande taille, mesurant 56 μ de diamètre et sont répartis en arrière et sur les côtés des glandes sexuelles femelles. Lorsque l'utérus commence à se développer, il refoule les testicules vers la partie postérieure du segment au point qu'ils forment hernie dans le vaisseau excréteur transversal. Le vagin débouche en arrière de la poche du cirre et chemine à la face ventrale de celle-ci au niveau des vaisseaux excréteurs. Sa lumière est tapissée de fines soies et sa portion proximale dilatée pour former un réceptacle séminal. Les glandes sexuelles femelles se trouvent dans la moitié porale du segment et l'utérus est fortement lobé dès son apparition. Il finit par envahir tout le segment, en arrière de l'organe parutéрин qui apparaît de bonne heure déjà dans les segments où les testicules

sont en pleine évolution. Les œufs mesurent 75 à 78 μ de diamètre et l'onchosphère, 46 μ de diamètre. L'organe parutérin, rempli d'œufs, est sphérique et mesure 460 μ de diamètre.

Otidiotaenia pinguis (Fuhrmann 1904) *n. comb.*

Syn. *Bertia pinguis* Fuhrmann 1904.

Bertiella pinguis (Fuhrmann) Douthitt 1915.

Chapmania unilateralis Skrjabin 1915, Baer et Fain 1955.

Anoplocephala pinguis (Fuhrmann) Fuhrmann 1922.

Ophryocotyloides pinguis (Fuhrmann) Baer 1927

Chapmania pinguis (Fuhrmann) Baer et Fain 1955.

Hôtes: *Bucorvus abyssinicus* (Bodd.), *B. leadbeateri* (Vig.).

Distribution: Afrique.

C'est certain que peu d'espèces aient été placées, successivement, dans cinq genres différents dans l'espace d'un demi-siècle ! Il est vrai que le scolex est très gros et qu'il est difficile d'observer le rostre et les crochets et que, vu l'état de contraction des ventouses, les papilles musculaires se voient à peine. D'autre part plusieurs erreurs d'interprétation, dues à l'étude de matériaux trop fortement contractés, ont contribué à masquer les véritables affinités de cette espèce ainsi qu'en témoigne la liste, ci-dessus, des synonymes.

Les spécimens non contractés et possédant des anneaux gravidés, atteignent une longueur de 180 mm. et une largeur maximum de 4 mm. Le scolex a 600 à 900 μ de diamètre et les ventouses, circulaires, 230 à 350 μ . Elles sont munies, comme nous avons pu nous en convaincre, de deux papilles musculeuses chacune (fig. 27). Le rostre est relativement petit et mesure 100 à 200 μ de diamètre. Il est armé d'une double couronne de 200 à 275 crochets longs de 8 à 12 μ . La base du rostre est recouverte de minuscules épines.

La musculature est très fortement développée (fig. 30). Les fibres musculaires longitudinales forment plusieurs couches de gros faisceaux entre lesquels apparaissent les fibres dorso-ventrales. Les muscles transverses, comme chez les autres espèces, forment deux bandes dorsale et ventrale. Le système excréteur comporte

quatre vaisseaux longitudinaux, dont les deux dorsaux, parfois très petits, sont souvent difficiles à distinguer. Les pores sexuels alternent irrégulièrement, mais ils présentent parfois une tendance marquée à l'unilatéralité dans certains strobila (JOYEUX, BAER et MARTIN 1936: 84). Les conduits sexuels passent entre les vaisseaux excréteurs longitudinaux et à la face dorsale du nerf. Il arrive

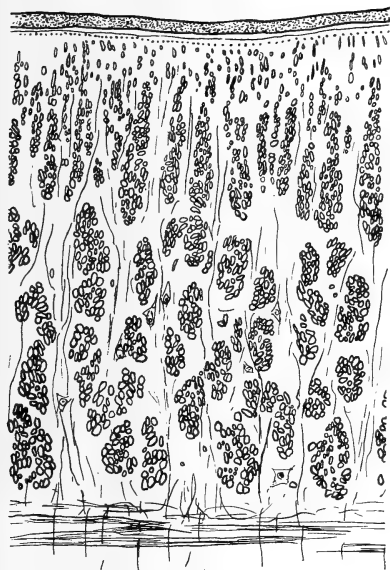


FIG. 29.

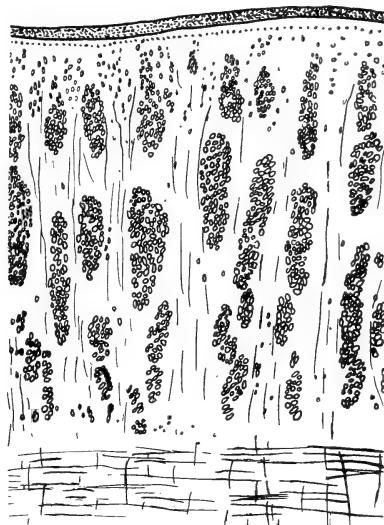


FIG. 30.

Coupes transversales à travers le parenchyme cortical pour montrer le développement de la musculature longitudinale, groupée en volumineux faisceaux. 29. *Otidotaenia conoideis* (Bloch 1782); 30. *Otidotaenia pinguis* (Fuhrmann 1904).

parfois que le vagin, normalement ventral par rapport à la poche du cirre, passe à la face dorsale de celle-ci pour venir déboucher, dans l'atrium génital en arrière de la poche du cirre. On observe parfois sur le trajet du vagin, dans sa portion située entre le canal excréteur et l'atrium génital, un renflement très caractéristique de la lumière du vagin qui est tapissée de fines soies. Dans sa portion proximale, le vagin se dilate en un réceptacle séminal fusiforme. L'atrium génital, ainsi que nous avons pu le vérifier, n'est pas entouré d'un muscle sphincter comme l'a dessiné SKRJABIN

(loc. cit.: fig. 24). La poche du cirre, longue et étroite, dépasse de deux tiers environ de sa longueur le vaisseau excréteur ventral, poral. Elle mesure 520 à 840 μ de long sur 45 à 32 μ de diamètre; elle renferme un cirre finement spinulé (fig. 28). Ces dimensions de la poche du cirre diffèrent considérablement de celles indiquées par la plupart des auteurs à l'exception de FUHRMANN (1922: 441). Nous avons cependant pu vérifier les mesures sur les matériaux originaux et pensons que les auteurs, ayant pris leurs mesures sur des coupes, vu l'état de concontraction du strobila, ont été ainsi induits en erreur par l'angle que fait la poche du cirre avec le bord de l'anneau. Dans la figure publiée par SKRJABIN (1914a: fig. 24), on voit que l'extrémité présumée de la poche du cirre est, en réalité, une coupe optique de l'organe. Le nombre des testicules est de 80 à 90 environ. Ils sont groupés en arrière et sur les côtés des glandes femelles qui sont, chez cette espèce, presque médianes. L'utérus, comme dans les autres espèces du genre, envahit tout le segment. Les œufs ont 77 μ de diamètre et l'onchosphère, 40 μ avec des crochets longs de 22 μ .

Diagnose du genre *Otidiotaenia* Beddard 1912 (syn. *Anoplocephala* E. Blanchard 1848, p.p., *Bertia* R. Blanchard 1891 p.p., *Chapmania* Monticelli 1893 p.p., *Bertiella* Stiles et Hassall 1902 p.p., *Schistometra* Cholodkowsky 1912, *Ophryocotyloides* Fuhrmann 1920 p.p., *Paraschistometra* Woodland 1930). *Idiogeninae* de grande taille à segments toujours plus larges que longs. Scolex avec rostre bien développé armé d'une double couronne de crochets parfois implantée suivant une ligne festonnée. Base du rostre recouverte d'épines. Ventouses munies chacune de deux papilles musculaires, contractiles. Pores sexuels irrégulièrement alternants ou parfois unilatéraux; conduits sexuels passant entre les vaisseaux excréteurs longitudinaux et à la face dorsale du nerf. Musculature du strobila puissante. Glandes sexuelles femelles en général dans la moitié porale du segment, plus rarement médianes. Utérus fortement ramifié. Testicules nombreux situés en arrière et sur les côtés des glandes sexuelles femelles. Parasites d'Oiseaux.

Espèce type: *Otidiotaenia conoideis* (Bloch 1782).

Autres espèces: *O. macqueeni* (Woodland 1930);
O. pinguis (Fuhrmann 1904).

LE GENRE **Sphyronchotaenia** Ransom 1911.

Grâce à l'amabilité de notre collègue le Dr PRICE, nous avons pu examiner les préparations originales de RANSOM, déposées à Washington. Ce matériel est en très mauvais état et l'on a l'impression qu'il a été desséché, partiellement, avant même d'avoir été fixé. Nous pouvons toutefois confirmer l'essentiel de la description originale et ajouter quelques détails utiles à la présente étude.

Sphyronchotaenia uncinata Ransom 1911.

Hôte: *Neotis denhami jacksoni* Bann. (= *Neotis cafra* (Licht.)).

Distribution: Kenya.

Cette espèce paraît extrêmement rare malgré le grand nombre d'Outardes africaines examinées en vue de parasites internes.

La longueur totale est de 220 à 370 mm. et la plus grande largeur, 4 mm. Le scolex mesure 590 μ de large, mais comme la préparation a été aplatie, les dimensions indiquées par RANSOM (1911: 638) soit 400 à 450 μ de diamètre, ont sans doute été prises sur un autre scolex ou avant que celui-ci n'ait été aplati. Le rostre, conique, a 320 μ de large à sa base (190 à 200 μ) et 160 μ à sa partie supérieure. Il est armé, à sa partie supérieure, d'une double couronne de gros crochets en forme de marteau qui ont 22 à 25 μ de long. En arrière de cette couronne, se trouvent six à huit rangées de crochets dont la partie qui émerge du rostre a la même forme que la lame des crochets de la couronne antérieure, mais dont la garde, par contre, ne paraît pas développée (fig. 31 a). Nous n'avons pas pu confirmer sur la préparation type si tous les crochets du rostre avaient cette forme caractéristique. Le rostre est retiré dans une cavité dont les parois s'évagincent lorsque le rostre émerge et sont revêtues de minuscules épines. Les ventouses, inermes et sans papilles musculaires apparemment, ont 229 μ de diamètre (175 à 200 μ).

La musculature est fortement développée et rappelle beaucoup celle du genre *Chapmania*. Les fibres longitudinales forment de petits faisceaux à la périphérie du parenchyme médullaire et la musculature transverse est constituée par deux larges bandes dorsale et ventrale à la limite du parenchyme médullaire. Il n'y a

qu'une seule paire de vaisseaux excréteurs longitudinaux, réunis par un vaisseau transversal dans chaque segment. Les pores sexuels sont unilatéraux et les conduits sexuels passent à la face dorsale du vaisseau et du nerf.

Il y a 60 à 80 testicules situés en arrière et sur les côtés des glandes sexuelles femelles ainsi qu'en avant de celles-ci, dans la

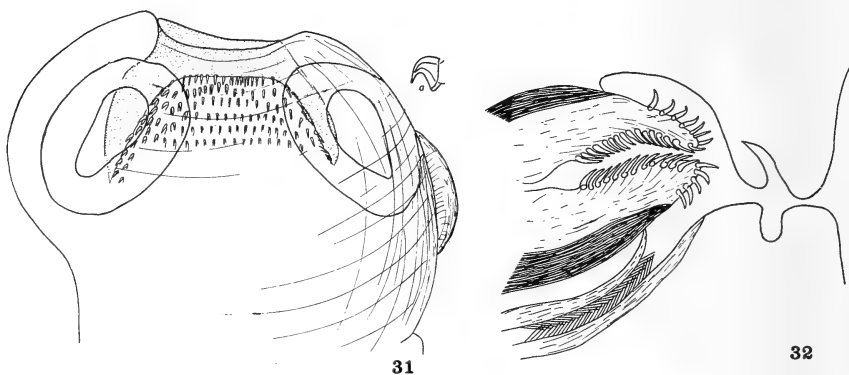


FIG. 31-32.

Sphyrnchotaenia uncinata Ransom 1911 (matériel type). 31. Scolex fortement aplati; a- un crochet de la base du rostre; 32. Atrium génital avec une partie du cirre évaginé, montrant sa puissante armature.

moitié antiporale du segment. Le canal déférent, fortement enroulé sur lui-même, entouré par de très nombreuses cellules prostatiques, débouche dans une poche du cirre qui est relativement petite. Celle-ci mesure 230 à 250 μ de long sur 57 μ de diamètre. Sa paroi, épaisse, est très musculaire. La portion proximale de la poche du cirre n'atteint pas le vaisseau excréteur poral. Le cirre ne paraît être armé qu'à sa base, de très gros crochets de forme caractéristique (fig. 32). Le vagin débouche dans l'atrium génital en arrière de la poche du cirre. Sa paroi est fortement musclée et sa lumière tapissée de longues soies. Dans sa portion proximale, le vagin se dilate en un réceptacle séminal fusiforme. Les glandes sexuelles femelles sont presque médianes et l'utérus est fortement ramifié. Les œufs ont 69 μ de diamètre et l'onchosphère, 45 μ avec des crochets longs de 25 μ .

Diagnose du genre *Sphyrnchotaenia* Ransom 1911. *Idiogeninae* a musculature bien développée. Scolex muni de ventouses circu-

laïres, inermes et sans papilles musculaires ainsi que d'un rostre conique armé d'une double couronne de crochets en arrière de laquelle se trouvent six à huit rangées de crochets incomplets, dépourvus de garde. Pores sexuels unilatéraux, conduits sexuels passant à la face dorsale du vaisseau excréteur longitudinal et du nerf. Glandes sexuelles femelles médianes. Utérus fortement ramifié. Parasites d'Oiseaux.

Espèce type: *Sphyrnchotaenia uncinata* Ransom 1911¹.

UNITÉ MORPHOLOGIQUE DE LA SOUS-FAMILLE *IDIOGENINAE*

A la suite d'une étude récente consacrée à la famille des *Anoplocephalidae*, LOPEZ-NEYRA (*loc. cit.*) jugeant que la structure du scolex n'a pas une grande importance en taxinomie, a réuni en une seule famille, les deux familles *Anoplocephalidae* Fuhrmann 1907 et *Davaineidae* Fuhrmann 1907. Il s'ensuit, entre autres, que l'on rencontre, dans un même genre, des espèces à scolex inerme et celles dont le scolex est muni d'un rostre armé des crochets de forme caractéristique. Nous n'avons pas l'intention de développer, ici, une critique de cette nouvelle classification que nous devons considérer comme malheureuse. On trouve maintenant réunis dans la sous-famille *Idiogeninae*, en plus des cinq genres que nous avons étudiés, tous ceux qui se trouvaient autrefois dans la sous-famille *Thysanosominae* Fuhrmann 1907, à savoir: *Ascotaenia* Baer 1927, *Avitellina* Gough 1911, *Stilesia* Railliet 1893, *Thysaniezia* Skrjabin 1926 (= *Helictometra* Baer 1927), *Thysanosoma* Diesing 1834 et *Wyominia* Scott 1941 qui possèdent tous des organes parutérins mais sont parasites exclusifs de Ruminants².

¹ Nous avons cherché, sans succès, à faire tirer des exemplaires de l'Outarde de Jackson dans la région type. Vu les difficultés du moment, toute chasse y est interdite et il faudra donc attendre jusqu'à que cette espèce intéressante de Cestode soit retrouvée ultérieurement.

² LOPEZ-NEYRA n'a sans doute pas eu connaissance du mémoire de SPASSKY (1951) sur les *Anoplocephalata*. Cet auteur, reconnaît, en effet, la famille des *Avitellinidae* Spassky 1950 qui est divisée en trois sous-familles: 1. *Avitellininae* Gough 1911 avec les genres *Avitellina* Gough (= *Ascotaenia* Baer 1927) et *Stilesia* Railliet 1893; 2. *Thysanosomatinae* (Fuhrmann 1907) avec le genre *Thysanosoma* Diesing 1834; 3. *Thysanieziinae* Skrjabin et Schulz 1937 avec le genre *Thysaniezia* Skrjabin 1926.

Sans approuver entièrement la classification de SPASSKY, nous lui reconnaissons une certaine logique dans ses grandes lignes qui conservent à ce groupe de parasites de Ruminants, une autonomie que nous estimons justifiée.

La révision que nous venons d'entreprendre fait bien ressortir l'individualité des quatre genre *Ascometra*, *Chapmania*, *Otidiotaenia* et *Sphyrnchotaenia*. Par la structure de son scolex décrite plus haut, *Ascometra* apparaît comme une mutation de *Otidiotaenia* dont les crochets ainsi que le rostre auraient disparu.

Lorsqu'on observe sur des coupes longitudinales de segments gravides l'utérus des quatre genres énumérés, on constate que celui-ci, partiellement vidé de ses œufs, est refoulé vers l'extrémité postérieure du segment, autour du réceptacle séminal et des restes de l'oviducte ainsi que du vitelloducte (fig. 11). Dans ces conditions, l'utérus prend la forme d'un fer à cheval à convexité antérieure et dont les deux branches sont fortement lobées. Cette forme caractéristique de l'utérus est encore accentuée lorsque le segment grévise s'allonge et que l'organe parutérin, maintenant rempli d'œufs, en occupe le tiers au moins. On retrouve ainsi, chez ces quatre genres, la structure considérée, jusqu'ici, comme caractéristique des anneaux gravides du genre *Idiogenes*. Il existe, par conséquent, entre tous ces genres une unité fondamentale mais qui est masquée, au premier abord, par le développement excessif de la musculature longitudinale tel qu'on l'observe chez *Otidiotaenia* et, à un degré moindre, chez *Ascometra*, *Chapmania* et *Sphyrnchotaenia*.

La structure du scolex et, en particulier, la présence ou l'absence de papilles musculaires sur les ventouses et aussi le développement de la musculature longitudinale, font ressortir l'existence de deux lignées évolutives.

Dans la première de celles-ci, représentée par *Chapmania* et *Sphyrnchotaenia*, les papilles font défaut. La musculature longitudinale, tout en étant composée de très nombreuses fibres, n'est pas disposée en faisceaux réguliers, superposés. Il n'y a pas de vaisseau excréteur longitudinal, dorsal. Le rostre, normal chez *Chapmania*, c'est-à-dire qu'il porte une double couronne de crochets, a subi, chez *Sphyrnchotaenia*, une mutation qui a eu pour conséquence d'augmenter le nombre des rangées de crochets qui recouvrent presque tout le rostre.

La deuxième lignée évolutive est représentée par les genres *Ascometra* et *Otidiotaenia* dont les ventouses sont munies de papilles musculaires. La musculature longitudinale est presque toujours composée de nombreux, gros, faisceaux, formant plusieurs couches superposées. Chez *Ascometra* les faisceaux sont peu nombreux mais les fibres isolées occupent presque tout le parenchyme cortical. Les vaisseaux excréteurs dorsaux existent dans les segments jeunes et persistent, en général, dans les segments adultes et gravides. Le rostre, normal chez *Otidiotaenia* a subi, comme nous l'admettons plus haut, une mutation chez *Ascometra* qui l'a fait disparaître complètement.

Dans le genre *Idiogenes*, plusieurs espèces se distinguent par la perte totale du scolex qui est, alors, remplacé par un pseudo-scolex. Il ne s'agit pas, ici, de cas fortuits, mais au contraire, d'un processus évolutif normal dont la finalité est frappante ! Le scolex normal de la larve tombe, au cours des premières phases du développement du Ver adulte chez l'hôte définitif. Toutefois, la perte de cet organe de fixation est compensée par la transformation des premiers segments du strobila dont les bords postérieurs, libres, deviennent lobés et forment un appareil d'ancrage efficace qui permet au Ver de s'accroître normalement.

L'anatomie des organes sexuels du genre *Idiogenes* présente les mêmes caractères fondamentaux que celle des autres genres. On observe parfois une paire de vaisseaux excréteurs longitudinaux dorsaux dans les anneaux immatures tandis qu'ils disparaissent dans les segments adultes (CLAUSEN 1915: 31). Le strobila est en général de petite taille et peu musclé, mais on retrouve chez *Idiogenes* les gros testicules et la grande poche du cirre caractéristiques des autres genres et, ainsi que nous l'avons dit plus haut, un utérus en forme de fer-à-cheval à convexité antérieure. Enfin, chez toutes les espèces des cinq genres, les œufs sont très gros.

On ne connaît pas les cycles évolutifs de ces genres sinon qu'ils se déroulent peut-être chez des Insectes (voir ci-dessus). Il est probable qu'ils sont tous très semblables et empruntent des hôtes intermédiaires voisins car, dans la plupart des cas, les espèces du genre *Idiogenes*, se trouvent associées, chez l'hôte définitif, à celles de l'un ou de l'autre des genres ci-dessus.

CLÉ DE DÉTERMINATION DES GENRES ET ESPÈCES

- | | | |
|----|--|--------------------------------------|
| 1 | Ventouses portant deux papilles musculaires | 2 |
| | Ventouses dépourvues de papilles musculaires | 3 |
| 2 | Scolex dépourvu de rostre | 5 |
| | Scolex muni d'un rostre armé | 7 |
| 3 | Surface du rostre recouverte d'épines | 4 |
| | Surface du rostre recouverte de crochets
<i>Sphyrnchotaenia uncinata</i> Ransom 1911 | |
| 4 | Strobila de grande taille, musculeux; plus de 50 testicules . . | 9 |
| | Strobila de taille moyenne ou petite, grêle; moins de 50 testicules | 12 |
| 5 | Poche du cirre n'atteint pas le vaisseau longitudinal poral; parasites d'Outardes . . <i>Ascometra vestita</i> Cholodkowsky 1912 | |
| | Poche du cirre atteint ou dépasse le vaisseau longitudinal poral; parasites de Pintades | 6 |
| 6 | Poche du cirre mesurant 228-274 μ de long
<i>Ascometra gutterae</i> (Baylis 1914) | |
| | Poche du cirre mesurant 400 μ de long
<i>Ascometra numida</i> (Fuhrmann 1909) | |
| 7 | Poche du cirre dépassant 800 μ de long; parasites de <i>Bucorvus</i>
<i>Otidiotaenia pinguis</i> (Fuhrmann 1904) | |
| | Poche du cirre n'atteint pas 800 μ de long; parasites d'Outardes . . | 8 |
| 8 | Crochets du rostre implantés suivant une ligne festonnée
<i>Otidiotaenia macqueeni</i> (Woodland 1930) | |
| | Crochets du rostre implantés suivant une ligne circulaire
<i>Otidiotaenia conoideis</i> (Bloch 1782) | |
| 9 | Parasites d'Oiseaux du Nouveau Monde | 10 |
| | Parasites d'Oiseaux de l'Ancien Monde | 11 |
| 10 | Poche du cirre mesurant 320-340 μ de long; parasites de <i>Cariam</i>
<i>Chapmania brachyrhyncha</i> (Creplin 1853) | |
| | Poche du cirre mesurant 550-560 μ de long; parasites de <i>Rhea</i>
<i>Chapmania tauricollis</i> (Chapman 1876) | |
| 11 | Scolex dépassant 700 μ de diamètre; plus de 1000 crochets
<i>Chapmania macrocephala</i> Fuhrmann 1943 | |
| | Scolex n'atteignant pas 700 μ de diamètre; moins de 1000 crochets | <i>Chapmania tapika</i> (Clerc 1906) |
| 12 | Ventouses armées d'épines; parasites de Falconiformes
<i>Idiogenes flagellum</i> (Goeze 1782) | |
| | Ventouses inermes; scolex parfois absent (pseudoscolex) . . . | 13 |

13	15 à 30 testicules par segment	14
	En général, moins de 15 testicules par segment	15
14	Atrium génital garni d'épines; rostre avec 120-140 crochets <i>Idiogenes grandiporus</i> Cholodkowsky 1906	
	Atrium génital inerme; pas de scolex connu, un pseudoscolex <i>Idiogenes otidis</i> Krabbe 1867	
15	Nombre de testicules inférieur ou égal à 9	16
	Nombre de testicules supérieur à 9	18
16	2-8 testicules; parasites d'Outardes	17
	7-9 testicules; parasites de <i>Cariama</i> <i>Idiogenes horridus</i> Fuhrmann 1908	
17	4-8 testicules; rostre avec 120-140 crochets <i>Idiogenes kolbei</i> Ortlepp 1938	
	2 testicules; un pseudoscolex . . . <i>Idiogenes mahonae</i> Baer 1955	
18	Parasites de <i>Bucorvus</i> ; un pseudoscolex <i>Idiogenes bucorvi</i> Joyeux, Baer et Martin 1936	
	Parasites d'Outardes; scolex normal	19
19	44-50 crochets	20
	75-80 crochets; 9-12 testicules . . <i>Idiogenes nana</i> Fuhrmann 1925	
20	Crochets longs de 12-13 μ ; 15-20 testicules <i>Idiogenes pseudotidis</i> Mahon 1954	
	Crochets longs de 36-48 μ ; 10-15 testicules <i>Idiogenes kori</i> Ortlepp 1938	

RÉPARTITION DES ESPÈCES CHEZ LES HÔTES

En vue d'étudier la répartition des espèces, nous les avons groupées, de façon schématique, qui permet de mettre en relief les hôtes parasités (fig. 33).

On constate que sur vingt et une espèces, treize se rencontrent exclusivement chez les Outardes et que celles-ci hébergent, en outre, des représentants de tous les genres. Nous y voyons une indication que c'est à l'intérieur de ce groupe d'Oiseaux spécialisés habitant les plaines et les steppes d'Eurasie et d'Afrique que se serait produite l'évolution des genres et des espèces telle que nous l'avons admise ci-dessus.

Il paraîtrait même logique d'admettre que c'est à l'intérieur du groupe des Otidés récents ou de leurs ancêtres, qu'aurait pris naissance la sous-famille *Idiogeninae*. Toutefois, il ressort de

l'examen de notre schéma un certain nombre de constatations importantes qui méritent d'être examinées de façon particulière.

A deux reprises, deux genres et deux espèces se sont établis dans des groupes d'hôtes très différents des Otidés. C'est ainsi

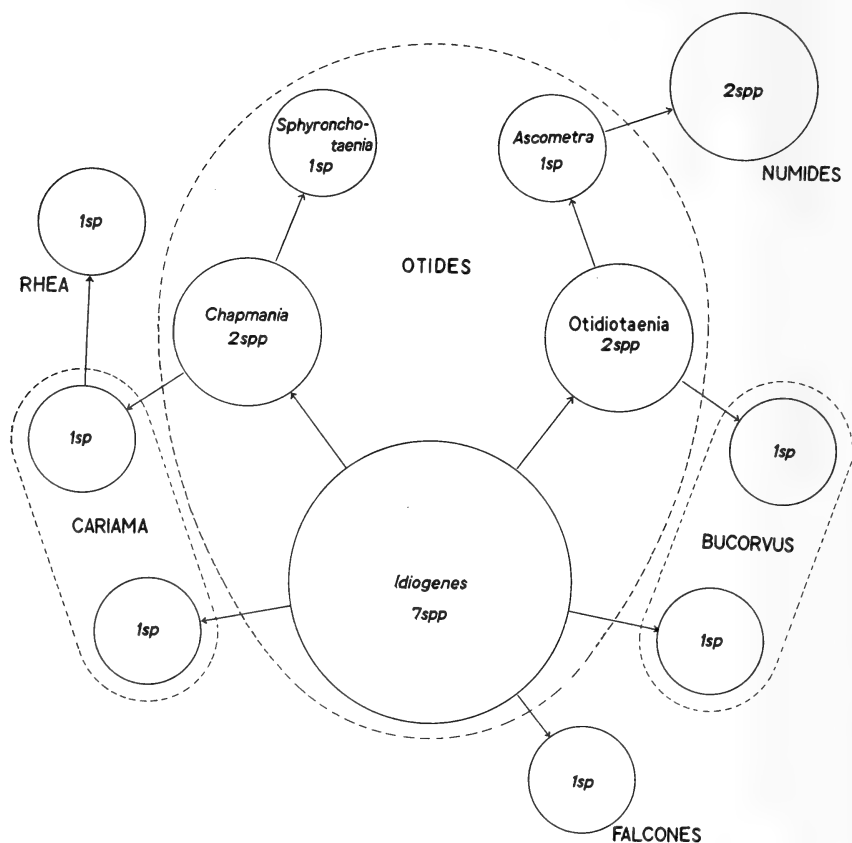


FIG. 33.

Schéma destiné à montrer la répartition des genres et des espèces de la sous-famille *Idiogeninae* Fuhrmann 1907 chez leurs hôtes. (Pour l'explication, voir le texte.)

que *Idiogenes bucorvi* et *Otidotaenia pinguis* sont hébergés par les Calaos terrestres d'Afrique (*Bucorvus*) et *Idiogenes horridus* et *Chapmania brachyrhyncha*, chez *Cariama* de l'Amérique du sud. D'autre part, *Chapmania tauricollis* se rencontre exclusivement chez les Nandous sud-américains, *Idiogenes flagellum* chez les

Milans africains¹, et *Ascometra numida* et *A. gutterae*, chez les Pintades d'Afrique.

Il est vrai qu'au point de vue biologique, tous ces Oiseaux habitent les steppes, savanes et pampas de l'Ancien et du Nouveau Monde et l'on peut concevoir comment, à la faveur de conditions écologiques semblables, des espèces de Cestodes se seraient établies dans des hôtes autres que les Otidés. Cependant, si pareille explication pourrait, à la rigueur, s'appliquer aux espèces parasites des hôtes africains, c'est-à-dire, les Calaos terrestres, Milans et Pintades qui partagent leur territoire avec les Outardes, elle ne saurait plus être invoquée pour les Cestodes hébergés par *Cariama* et le Nandou, sud-américains, qui se trouvent séparés du continent africain depuis la fin du Mésozoïque.

On sait que la plupart des Cestodes et, en particulier, ceux parasites d'Oiseaux, sont très étroitement inféodés à leurs hôtes (cf. BAER 1948). Dans quelques cas spécialement favorables, ce haut degré de spécificité parasitaire permet de mettre en évidence la présence de liens phylogéniques entre les hôtes eux-mêmes (BAER 1954). Par conséquent, l'étude de la faune parasitaire d'un groupe d'hôtes dont la position systématique est discutée, permet d'apporter aux ornithologistes des arguments tirés de la parasitologie.

La famille des Otidés est rangée par BERLIOZ (1951: 899) parmi les Gruiformes (Ralliformes), au voisinage des Burhinidés. Ces deux familles sont considérées comme étant intermédiaires entre les Gruiformes et les Charadriiformes. Par contre, MAYR et AMADON (1951: 34) conservent parmi les Grues la seule famille des Otidés et relèguent les Burhinidés parmi les Charadriiformes auxquels, d'ailleurs, leurs Cestodes les rattachent tout naturellement.

Tous les auteurs modernes classent les Cariamidés dans l'ordre des Grues. On sait, d'autre part (PIVETEAU 1951: 821), que *Cariama* est connu en Amérique du Sud, depuis l'Oligocène et que cette famille ne renfermant que deux genres modernes, monotypiques, est issue des *Phororhaci* miocènes. Les *Diatryma* de l'Eocène d'Amérique du Nord et de France semblent, eux aussi, présenter certains caractères qui se retrouvent chez *Cariama* et qui justifient l'inclu-

¹ *I. flagellum* a été signalé une seule fois chez une Buse nord-américaine (MAHON, loc. cit.).

sion de ces formes fossiles parmi les Grues. Il y aurait donc une origine commune, lointaine, des *Phororhaci* et des *Diatryma* d'où serait issu, également, *Cariama*.

On ne possède pas de documents sur les Otidés, mais rien ne s'oppose à ce qu'ils aient pris naissance quelque part sur une branche du tronc commun. En effet, à moins d'envisager une évolution parallèle des genres de Cestodes, on est obligé d'admettre que les Oiseaux primitifs qui formaient ce tronc commun, étaient déjà parasités par les genres *Idiogenes* et *Chapmania*. On observe, en outre, que les Cariamidés ne paraissent pas avoir beaucoup évolué, puisque cette famille ne renferme aujourd'hui encore que deux genres monotypiques dont un seul, d'ailleurs, héberge les deux espèces de Ténias citées plus haut. La famille des Otidés, par contre, s'est épanouie en neuf genres contenant vingt-trois espèces et, chez celles-ci, les Cestodes ont également évolué en cinq genres et treize espèces¹.

On pense aujourd'hui que les Ratites ont une origine polyphylétique et que les Rhéas se rapprochent des Tinamous. Ce qui impliquerait que les Nandous sont issus de groupes capables, à l'origine, de voler mais ayant perdu, secondairement, l'usage de leurs ailes. La présence de *Chapmania tauricollis* chez *Rhea*, pour lequel ce parasite représente un Ténia typique, permettrait d'envisager une parenté éventuelle entre ces Oiseaux coureurs et les Cariamidés. Il est vrai que tous deux habitent les pampas sud-américaines où ils se trouvent écologiquement ségrégés et l'on doit se demander si l'identité d'habitat ne serait pas la cause sinon la conséquence d'une convergence physiologique de leur organisme à la faveur de laquelle le genre *Chapmania* a pu s'adapter à un hôte nouveau, en l'occurrence, le Nandou ? On observe, en effet, que la musculature longitudinale des deux espèces de Ténias sud-américains, *Ch. tauricollis* et *Ch. brachrhyncha*, est particulièrement développée et que les fibres sont groupées en faisceaux grossiers, caractère qui distingue ces deux espèces des espèces africaines du genre *Chapmania*. Enfin, les parasites de *Rhea* ne sont

¹ Selon MAYR et AMADON (*loc. cit.*: 6), quelques auteurs voudraient transférer dans les Cariamidés le Serpente africain, classé en général parmi les Falconiformes. Or, *Sagittarius serpentarius* (Müll.) héberge, ainsi que nous avons pu nous en rendre compte à deux reprises (observation inédite), le Cestode *Mesocestoides perlatus* (Goeze) qui est un Ténia caractéristique des Falconiformes.

pas encore suffisamment connus pour que l'on puisse affirmer l'absence, chez ces Oiseaux, de représentants du genre *Idiogenes*¹.

Parmi les Calaos (Bucérotidés), le genre *Bucorvus* Less. avec deux espèces occupe une position à part du fait que ce Calao géant est presque exclusivement terrestre. Ces Oiseaux, caractéristiques des savanes en Afrique, y mènent une existence analogue à celle des Outardes. Il est cependant étonnant de retrouver chez eux un représentant de chacun des genres *Idiogenes* et *Otidia* qui sont d'ailleurs inconnus chez tous les autres Bucérotidés. Aucun ornithologiste n'a jamais supposé qu'il put y avoir entre les Calaos terrestres et les Outardes une parenté quelconque, même lointaine et nous pensons qu'il faut invoquer, ici, l'hypothèse d'une convergence physiologique survenue chez deux ordres d'Oiseaux habitant un même biotope, mais qui sont considérés, au point de vue systématique, comme complètement distincts².

Idiogenes flagellum est une espèce caractéristique des Falconiformes africains et, plus particulièrement, des Milans³. Nous pensons qu'il s'agit ici d'une infestation secondaire qui s'est établie dans ce groupe d'hôte à une époque assez lointaine au point d'être devenue, maintenant, habituelle. On peut toutefois se demander si, à l'origine, l'infestation des Milans s'est produite à partir d'une souche hébergée par les Outardes ou par les Calaos terrestres. Nous admettons la première de ces deux hypothèses plutôt que la seconde, parce que *I. flagellum* possède encore un scolex, tandis que *I. bucorvi* n'a plus qu'un pseudoscolex et que cinq espèces, au moins, parasites des Outardes, sont, elles aussi, pourvues d'un scolex. Signalons en outre un détail intéressant: parmi toutes les espèces connues du genre *Idiogenes*, *I. flagellum* paraît être la seule à posséder des ventouses armées d'épines.

¹ Nous avons créé, autrefois (1928) une variété *neogae* pour un Cestode d'Autruche, *Houttuynia struthiocameli* (Houttuyn) trouvée chez le Nandou. Toutefois, nous constatons aujourd'hui qu'il plane un doute sur la provenance de ce matériel qui semble avoir été récolté au Jardin zoologique de Berlin. Tant que cette variété n'aura pas été retrouvée chez le Nandou en Amérique du Sud, nous estimons qu'il ne faudrait pas en faire état dans la discussion relative aux affinités possibles entre Autruches et Nandous.

² Il est curieux de constater que parmi les vingt-trois espèces de Mallophages signalées chez les Bucérotidés, trois seulement vivent sur les Calaos terrestres où elles semblent cantonnées, exclusivement (HOPKINS et CLAY, 1951).

³ Voir note infrapaginale à la page 43.

Il nous paraît peu probable qu'il existe entre les Pintades et les Outardes des liens phylogéniques comme l'impliquerait la présence, chez les premières, de deux espèces du genre *Ascometra*. Toutefois, il est intéressant de relever que parmi les Mallophages des Gallinacés, trois genres de la famille des Ménoponidés sont caractéristiques des Pintades et que parmi les quelque deux cents espèces de la famille des Philoptéridés signalées chez les Gallinacés, sept seulement sont hébergées par les Pintades. Ces renseignements semblent montrer que même parmi les Gallinacés, les Pintades occupent une place à part et constitueraient un biotope particulier où ont pris naissance trois genres caractéristiques. Cette indication d'une spécialisation ne serait pas incompatible avec l'hypothèse d'une convergence physiologique de leur milieu intestinal avec celui des Outardes. Mais il est vrai, aussi, que les neuf espèces de Mallophages signalées sur les Outardes et rentrant toutes dans le genre *Otidocetus* Bedford constituent un groupe qui serait très voisin du genre *Cuclotogaster* Carricker des Gallinacés, ce qui pourrait impliquer une affinité phylogénique des Outardes avec les Gallinacés.

Comme nous l'avons fait remarquer antérieurement (1955), il est possible de distinguer chez un même hôte, deux biotopes différents occupés par les parasites, à savoir l'intestin et le plumage ou le pelage. Chacun de ceux-ci paraît avoir évolué dans une direction distincte et à une vitesse différente, en sorte que les renseignements sur la spécificité parasitaire que l'on peut tirer des entoparasites ne coïncident pas, nécessairement, avec ceux fournis par les ectoparasites.

CONCLUSIONS

Basée sur les matériaux originaux, complétée par d'autres collections, cette étude permet de tirer des conclusions intéressantes quant aux relations et au degré d'inféodation des Cestodes vis-à-vis de leurs hôtes.

La présence de deux genres distincts, à la fois chez *Cariama* et chez les Outardes qui sont séparés sur deux continents différents depuis le Mésozoïque, doit être imputée à la présence, déjà chez les ancêtres communs de ces Oiseaux, de Ténias voisins, sinon identiques, aux genres actuels. Il s'agit, par conséquent, ici, d'un cas

très net de ce que nous avons appelé la spécificité phylogénique.

On connaît le degré très élevé d'inféodation des Cestodes cyclophyllidiens à l'égard de leurs hôtes. Ce phénomène est bien étudié, chez les Oiseaux surtout, depuis plus d'un demi-siècle. La présence d'espèces particulières, mais appartenant à des genres caractéristiques pour les Outardes, chez des hôtes aussi différents que le sont les Pintades, Calaos terrestres, Milans et Nandous, nous a permis de formuler l'hypothèse d'une convergence physiologique de leur milieu intestinal. Tous ces hôtes, en effet, habitent les grands espaces découverts les uns, d'Eurasie et d'Afrique et les autres, d'Amérique du Sud. Nous laisserons à d'autres le soin de déterminer si l'écologie de ces Oiseaux a été déterminée par une convergence physiologique fort ancienne, ou si celle-ci est la conséquence d'un habitat commun.

Comme en aucun des cas mentionnés, la même espèce de Cestode ne s'observe chez deux hôtes appartenant à des ordres distincts d'Oiseaux, il faut en conclure qu'il y a eu spéciation des Ténias à la suite de leur isolement qui doit être, très probablement, fort ancien.

Une spéciation de Vers parasites par suite de leur isolement chez des hôtes apparentés écologiquement et chez lesquels doit exister en outre une convergence physiologique du milieu intestinal, rappelle ce que l'on observe chez les Mallophages parasites des Oiseaux. Chez ceux-ci, en effet, le milieu écologique du parasite est représenté par le plumage de l'hôte et, plus particulièrement, par la texture ainsi que la composition chimique des barbules (CLAY 1949). Il serait donc plus facile de démontrer par voie expérimentale, le rôle de la convergence physiologique du milieu où vit le parasite chez les Mallophages plutôt que chez les Cestodes, vu la complexité chimique du milieu intestinal. Il ne faut pas perdre de vue, non plus, que les Mallophages passent toute leur existence sur l'hôte, ne le quittant à aucun stade de leur développement et se trouvent, par conséquent, dans des conditions théoriquement idéales pour favoriser la spéciation par isolement. Les Cestodes, par contre, passent la plus grande partie de leur vie larvaire dans un hôte intermédiaire qui doit, nécessairement, pour que le parasite survive, se rencontrer dans le même biotope que l'hôte définitif.

Nous pensons que la convergence physiologique des milieux intestinaux d'hôtes écologiquement voisins et leur infestation par

des Cestodes appartenant aux mêmes genres, doit être considérée comme un phénomène secondaire, survenu lorsque l'évolution des Oiseaux avait déjà abouti aux genres actuels et non comme une indication d'évolution parallèle entre hôtes et parasites.

RÉSUMÉ

La présente étude nous a permis d'analyser, à l'intérieur d'une sous-famille, l'évolution probable des genres et des espèces. Elle nous a conduit à préciser l'existence d'une parenté entre les hôtes, telle que nous l'avions formulée antérieurement. En outre, elle nous oblige à envisager la possibilité d'une convergence physiologique entre hôtes écologiquement apparentés. Cette dernière hypothèse, qui résulte d'une étude détaillée des faits envisagés dans leur ensemble, fait ressortir clairement la complexité des rapports entre les Oiseaux et leurs Ténias que la seule spécificité phylogénique ne suffit pas à expliquer de façon satisfaisante.

BIBLIOGRAPHIE

- BAER, Jean G. 1925. *Cestodes nouveaux du sud-ouest de l'Afrique*. Rev. suisse Zool. 31: 529-548, 9 fig.
- 1928. *Note sur les ténias des Atruches*. Bull. Soc. neuch. Sc. nat. 52: 1-13, 4 fig.
- 1948. *Les helminthes parasites des Vertébrés. Relations phylogéniques entre leur évolution et celle de leurs hôtes*. Ann. Franche-Comté et de l'Université de Besançon, 15 p.
- 1954. *Revision taxinomique et étude biologique des Cestodes de la famille des Tetrabothriidae*. Mém. Univ. Neuchâtel, Sér. 4to, 1, 123 p., 82 fig.
- 1955. *Deux espèces nouvelles de Cestodes chez l'Outarde Lophotis ruficristata (Smith)*. Rev. Iberica Parasit. 15 (sous presse).
- BAER, Jean G. et FAIN, Alex. 1955. *Cestodes*. Parc National de l'Upemba I. Mission G. F. de Witte, fasc. 36, 38 pp., 12 fig.
- BATSCH, G. C. 1786. *Naturgeschichte der Bandwurm-gattung überhaupt und ihrer Arten insbesondere nach den neuern Beobachtungen in einem systematischen Auszuge*. Halle, 299 pp., 5 pl.
- BAYLIS, H. A. 1914. *Octopetalum, a new genus of Avian Cestodes*. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8, 14: 414-420, pl. 17-18.
- 1934. *Notes on four Cestodes*. Ibid., Ser. 10, 14: 587-594, 1 fig.

- BEDDARD, F. E. 1912. *Contributions to the Anatomy and Systematic Arrangement of the Cestoidea*. III. *On a new genus of Tapeworms (Otidotaenia) from the Bustard (Eupodotis kori)*. Proc. Zool. Soc. Lond. 194-221, 11 fig.
- 1914. *Idem*. XIV. *On a new species of Rhabdometra and on the paruterine organ in Otidotaenia*. Ibid., 859-887, 11 fig.
- 1915. *Idem*. XVII. *On Taenia tauricollis of Chapman and on the genus Chapmania*. Ibid., 429-443, 6 fig.
- 1920. *On a new tentaculate Cestode*. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 9, 5: 203-207.
- BERLIOZ, J. 1950. *Oiseaux. Systématique*. Traité de Zoologie. 15: 843-1105, fig. 539-723, pl. 3.
- BLOCH, M. E. 1782. *Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmer und von den Mitteln wider dieselben*. Berlin, 54 pp., 10 pl.
- CHOLODKOWSKY, N. A. 1912. *Obiasnitelnyi Katalog kollektsti parazitnykh chervei Zoologicheskago Kabineta Imperatorskoi Voenno-Meditsinskoi Akademii. Vypusk I. Tsiepi (Cyclophyl-lidea)*. St. Petersburg, 99 pp., 6 fig., 10 pl.
- 1913. *Cestodes nouveaux ou peu connus*. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sc. St. Petersburg. 18: 221-232, 3 pl.
- 1915. *Notes helminthologiques*. Ibid., 20: 164-166.
- 1916. *Obiasnitelnyi Katalog kollektsti parazitnykh chervei Zoologicheskago Kabineta Imperatorskoi Voenno-Meditsinskoi Akademii. Vypusk III. Chast I lentetsy (Pseudophyllidea) odinochnyia lentochnyia glisty (Cestodaria)*. St. Petersburg, 45 pp., 2 fig., 4 pl.
- CLAUSEN, E. 1915. *Recherches anatomiques et histologiques sur quelques Cestodes d'Oiseaux*. Thèse Univ. Neuchâtel. 111 pp., 51 fig.
- CLAY, Th. 1949. *Some problems in the evolution of a group of ectoparasites*. Evolution. 3: 279-299.
- CLERC, W. 1906. *Note sur les Cestodes d'Oiseaux de l'Oural*. Centralbl. Bakt. Parasit. Orig. 42: 713-730, 31 fig.
- CREPLIN, F. 1953. *Eingeweidewürmer des Dicholophus cristatus*. Abhand. Naturf. Gesell. Halle. 1: 59-68.
- FUHRMANN, O. 1896. *Beitrag zur Kenntnis der Vogeltaenien*. Rev. suisse Zool. 4: 111-133, pl. 4.
- 1904. *Neue Anoplocephaliden der Vögel*. Zool. Anz. 27: 384-388.
- 1908. *Die Cestoden der Vögel*. Zool. Jahrb. Supp. 10: 1-232.
- 1909. *Die Cestoden der Vögel des weissen Nils*. Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile, No. 27. 55 pp., 53 fig.
- 1921. *Einige Anoplocephaliden der Vögel*. Centralbl. Bakt. Parasit. Orig. 87: 438-451, 21 fig.
- 1932. *Les Ténias des Oiseaux*. Mém. Univ. Neuchâtel. 8: 381, 147 fig.
- 1943. *Cestodes d'Angola*. Rev. suisse Zool. 50: 449-471, 21 fig.
- REV. SUISSE DE ZOOL., T. 62, 1955, Fasc. suppl.

- FUHRMANN, O. et BAER, Jean G. 1943. *Cestodes. Mission biologique Sagan-Omo (Ethiopie méridionale)* 1939. Bull. Soc. neuch. sc. nat. 68: 113-140, 22 fig.
- GWYNN, A. M. et HAMILTON, A. G. 1935. *Occurrence of a larval cestode in the Locust Nomadacris septemfasciata Serv.* Parasitol. 27: 551-555, 4 fig.
- HOPKINS, G. H. E. et CLAY, Th. 1952. *A check list of the genera and species of Mallophaga.* 362 pp. London.
- JOYEUX, Ch. et BAER, Jean G. 1949. *A propos des Ténias du genre Inermicapsifer récemment découverts chez l'Homme.* Bull. Soc. Path. Exot. 42: 581-586.
- BAER, J. G. et MARTIN, R. 1936. *Sur quelques Cestodes de la Somalie nord.* Bull. Soc. Path. Exot. 29: 82-95, 9 fig.
- LOPEZ-NEYRA, C. R. 1955. *Anoplocephalidae (Conclusion).* Rev. Iberica Parasit. 15: 33-84, pl. 31-32.
- MAHON, June 1954. *Contributions to the helminth fauna of tropical Africa. Tapeworms from the Belgian Congo.* Ann. Mus. R. Congo Belge-C-Zool. Sér. 5, 1: 141-261, 74 fig.
- MAYR, E. et AMADON, D. 1951. *A classification of recent birds.* Am. Mus. Novitates, No. 1496. 42 pp.
- MEGGITT, F. J. 1927. *Report on a collection of Cestoda, mainly from Egypt. Part I-II.* Parasitol. 19: 314-327, 6 fig.; 420-447, 3 fig., pl. 28-30.
- ORTLEPP, R. J. 1938a. *South African Helminths — Part III. Some mammalian and avian cestodes.* Onderstepoort J. Vet. Sc. 11: 23-50, 16 fig.
- 1938b. *Idem — Part V. Some avian and mammalian helminths.* Ibid., 11: 63-104, 34 fig.
- PIVETEAU, J. 1950. *Origine et évolution des Oiseaux.* Traité de Zoologie. 15: 792-835, fig. 502-531.
- RANSOM, H. B. 1911. *A new cestode from an African Bustard.* Proc. U. S. Nat. Mus. 40: 637-647, 7 fig.
- RUDOLPHI, C. A. 1810. *Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis.* Amstelaedami, 2, XII + 386 pp.
- SCHRANK, F. von P. 1788. *Verzeichniss der bisher hinlänglich bekannten Eingeweidewürmer nebst einer Abhandlung über ihre Anverwandtschaften.* München. 116 pp.
- SKRJABIN, K. J. 1914a. *Vergleichende Charakteristik der Gattungen Chapmania Mont. und Schistometra Cholodk.* Centralbl. Bakt. Parasit. Orig. 73: 397-405, 2 pl.
- 1914b. *Beitrag zur Kenntniss einiger Vogelcestoden.* Ibid. 75: 59-83, 40 fig.
- SPASSKY, A. A. 1951. *Osiovy Tsestodologii I. Anoplotsefaliaty.* Izdatel'stvo Akademii Nauk S.S.S.R., Moskva. 735 pp., 291 fig.
- WEITHOFER, M. 1916. *Vogelcestoden aus Senaar und Kordofan.* Anz. K. Akad. Wiss. Wien, No. 25, 312-314.

- WOODLAND, W. N. F. 1928. *On some new avian cestodes from the Sudan*. Parasitol. 20: 305-314, pl. 17-18.
- 1930. *On three new cestodes from birds*. Ibid., 22: 214-229, 16 fig.
- ZSCHOKKE, F. 1888. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Vogeltaenien*. Centralbl. Bakt. Parasit. Orig. 3: 2-6; 41-66, 3 fig.
-

N° 2. **Jacques de Beaumont.** — La stylopisation chez les *Sphecidae*. (Avec 13 figures dans le texte.)

(Musée zoologique de Lausanne.)

A mon maître, le professeur E. Guyénot, à l'occasion de son 70^e anniversaire.

INTRODUCTION

Les Strepsiptères forment un ordre d'insectes intéressants à bien des points de vue. Tous sont parasites durant la plus grande partie de leur existence; ils s'attaquent à des Hyménoptères nidifiants, des Homoptères, des Orthoptères ou des Thysanoures; seuls les premiers seront pris en considération dans ce travail.

Brièvement résumé, voici comment se présente le cycle évolutif. Chez l'Hyménoptère adulte, le Strepsiptère apparaît comme une sorte de hernie brune, faisant saillie entre les segments abdominaux (fig. 4, 6, 7); cette protubérance représente le céphalothorax du parasite. Si ce dernier est une femelle, il restera en place sur l'hôte, subissant sa métamorphose à l'intérieur de la dépouille larvaire; il s'agit d'un insecte fortement dégradé, sans appendices externes et dont l'abdomen, caché dans l'hôte, contient un grand nombre d'œufs. La larve mâle, qui se distingue entre autres par sa forme plus cylindrique, donnera par contre un adulte ailé, libre, qui ira féconder la femelle *in situ*. En se libérant, le mâle laisse dans l'Hyménoptère un puparium vide, largement ouvert

en arrière, formé par les exuvies emboîtées de la larve et de la nymphe. La femelle, vivipare, donne naissance à de nombreuses larves primaires, triongulinides, qui se répandent sur le corps de l'hôte; de là, par des voies non précisées, elles arrivent en contact d'une larve de l'Hyménoptère hôte dans laquelle elles pénètrent et se transforment en larves endoparasites apodes. Elles subissent encore diverses modifications et, au moment où l'hôte se métamorphose, elles font saillir entre deux segments abdominaux de celui-ci la partie antérieure de leurs corps et le cycle se trouve bouclé.

Rappelons qu'un Hyménoptère atteint par les Strepsiptères est dit « stylopisé », du nom d'un des genres les plus anciennement connus, *Stylops*. On ne trouve souvent qu'un seul parasite par hôte, mais il peut aussi y en avoir plusieurs; j'en ai compté jusqu'à cinq.

Les Strepsiptères peuvent provoquer sur leur hôte des modifications variées, morphologiques ou physiologiques. C'est surtout chez les Apides, et en particulier dans le genre *Andrena* que les effets de la stylopisation ont été étudiés. Le travail classique est celui de PÉREZ (1886); le mémoire le plus complet est celui de SALT (1927) où l'on trouvera un résumé des recherches antérieures. La stylopisation affecte quelques caractères généraux, tels que la taille, la grandeur de la tête ou la nervulation, mais elle agit surtout sur les caractères sexuels morphologiques ou chromatiques. Sous l'influence du parasite, l'on peut voir régresser certains caractères sexuels ou apparaître, chez un individu, ceux de l'autre sexe. Les *Andrena* stylopisées peuvent donc fréquemment être considérées comme des intersexués. La morphologie interne, les caractères physiologiques et éthologiques sont également touchés par le parasitisme.

Des effets du même ordre, souvent moins accusés, ont été observés chez d'autres Apides et chez certains Vespides; chez d'autres Vespides, par contre (VANDEL 1933), seules les différences sexuelles chromatiques sont affectées; chez les *Polistes* enfin, les individus stylopisés ne semblent pas différer des individus normaux. Il y a donc de grandes variations, selon les groupes d'Hyménoptères, dans les effets de la stylopisation et c'est ce qui m'a incité à étudier le phénomène dans la famille des *Sphecidae* pour lesquels nous n'avons que de brèves indications de SALT.

Les genres de *Sphecidae* chez lesquels on a rencontré jusqu'à présent des Strepsiptères, appartenant probablement tous au genre

Pseudoxenos Saund (voir BOHART 1941) sont: *Ammophila* K. (y compris *Podalonia* Spin.), *Sphex* L., *Sceliphron* Kl., *Bembix* F., *Microbembex* Patton, *Stizus* Latr., *Bembecinus* Costa, *Tachytes* F., *Tachysphex* Kohl et *Trypoxylon* Latr.

J'exposerai ici les premières constatations que j'ai pu faire sur les *Ammophila* paléarctiques, *Bembecinus tridens* et les *Bembix*. Le matériel étudié provient des Musées de Berne, Gênes, Genève, Lausanne et Paris, ainsi que des collections de MM. DE ANDRADE, R. M. NAEF, J. PASTEELS, P. ROTH, A. STEINER et P. M. F. VERHOEFF. Je remercie ces entomologistes obligeants qui ont mis du matériel à ma disposition. M. PASTEELS s'est chargé de la détermination d'une partie des parasites.

Dans le but de préciser la variation de certains caractères atteints par la stylopisation, j'ai été amené à faire une étude biométrique. Voici quelques indications sur la méthode utilisée. Le microscope qui m'a servi est un binoculaire Leitz muni d'un porte-insecte articulé qui peut remplacer la platine. La partie supérieure du statif, supportant l'optique, peut être déplacée horizontalement dans deux directions perpendiculaires au moyen de deux boutons de commande. Un des oculaires contient une échelle graduée. On comprend qu'il est aisé, avec ce dispositif, d'orienter correctement l'insecte et d'amener l'échelle graduée au-dessus de l'organe à mesurer. L'échelle micrométrique est un centimètre divisé en dixièmes de millimètres. Pour l'étude d'un organe donné, il faut choisir le grossissement de telle manière que les plus grandes mesures ne dépassent pas les 100 divisions de l'échelle, mais que les plus petites comptent au moins 30 divisions; j'ai opéré à $\times 48$ et $\times 24$.

Lorsque l'on établit ainsi, chez une série d'individus, les proportions de tel ou tel organe, l'on constate naturellement une certaine variation; il est difficile de connaître quelle est la part de l'imprécision des mesures et celle de la véritable variation. Dans le cas présent, cela n'a pas grande importance lorsque l'on veut juger de l'effet global de la stylopisation sur une série d'individus comparés à une série d'individus normaux. Les difficultés surviennent par contre si l'on cherche à ordonner les individus; de petites différences de mesure ont alors leur importance. L'imprécision des mesures provient de diverses causes qu'il est inutile d'indiquer ici; disons seulement que la répétition d'une même

mesure m'a souvent donné le même chiffre, mais parfois aussi un écart d'une division de l'échelle.

La véritable variation existe bien entendu et peut se rattacher à divers types; la méthode biométrique ne nous permet pas d'en déceler les causes, génétiques ou phénotypiques, mais elle nous permet par contre de savoir, par exemple, si cette variation est géographique ou individuelle et, dans ce dernier cas, si elle est de type dysharmonique. Il est en tout cas indispensable, pour interpréter les effets de la stylopisation, de bien connaître tout d'abord le type de variation des individus normaux.

Les résultats de cette étude biométrique étant en général très démonstratifs, il m'a paru inutile, pour le moment tout au moins, de faire un contrôle statistique.

Voici maintenant le résultat de mes observations.

GENRE AMMOPHILA K.

Je donne tout d'abord la liste des spécimens stylopisés que j'ai examinés jusqu'à maintenant, ce qui constituera une petite contribution à la faunistique des Strepsiptères. Pour chaque individu, j'ai indiqué le lieu et la date de capture, la collection où il est conservé, ainsi que les parasites qu'il porte; le signe ♂ peut indiquer un mâle en place ou un puparium vide. Sous le nom de *heydeni* Dahlb. n° 1 et *heydeni* n° 2 figurent deux espèces qui n'ont pas été séparées jusqu'à maintenant; *heydeni* 2 se distingue entre autres par son clypéus plus bombé, sa face plus étroite par rapport aux yeux. M. PASTEELS (1954) a déterminé comme *Pseudoxenos sphecidarum* Duf. les parasites de certains spécimens; il est probable, comme M. PASTEELS me l'a indiqué, que la même espèce parasite toutes les Ammophiles paléarctiques.

Ammophila (Podalonia) tydei Le Guill.

- ♂ 1. France, Pyr. or., Banyuls-sur-Mer, 22.VII-5.VIII.1934 (coll. mea) 2 ♂.
- ♂ 2. Espagne, Almeria, 31.V.1952 (coll. mea) 1 ♂.
- ♂ 3. Egypte, Gebel Asfar, 7.VI.1936 (Mochi leg., coll. mea) 1 ♂.
- ♂ 4. Egypte (Mus. Genève) 1 ♀.
- ♂ 5. Egypte (Mus. Genève) 2 ♂, 1 ♀.

- ♂ 6. Egypte (Mus. Genève) 3 ♂, 2 ♀.
- ♂ 7. Maroc, Goulimine, 5.V.1947 (coll. Naef) 1 ♂.
- ♀ 1. Espagne, Almeria, 31.V.1952 (coll. mea) 1 ♀.
- ♀ 2. Egypte (Mus. Genève) 1 ♂, 1 ♀.
- ♀ 3. Egypte (Mus. Genève) 3 ♂, 2 ♀.
- ♀ 4. Arabie, Djedda (Mus. Paris) 1 ♂.

Ammophila (Podalonia) hirsuta Scop.

- ♀ 1. Loc ? (Mus. Paris) 1 ♂.

Ammophila (Podalonia) dispar Taschbg.

- ♀ 1. Egypte, Fayoum, 8.III.1936 (Mochi leg., coll. mea) 1 ♂.
- ♀ 2. Egypte, Fayoum, 8.III.1936 (Mochi leg., coll. mea) 1 ♀.
- ♀ 3. Egypte, Fayoum 8.III.1936 (Mochi leg., coll. mea) 1 ♂, 3 ♀.

Ammophila (Podalonia) ebenina Spin. (*micipsa* Morice).

- ♀ 1. Egypte, Fayoum 8.III.1936 (Mochi leg., coll. mea).
- ♀ 2. Egypte, Fayoum, 8.II.1936 (Mochi leg., coll. mea).

Ammophila (s. s.) sabulosa L.

- ♂ 1. Suisse, Tessin, Tegna, 7.VI.1946 (Bouvier leg., coll. mea) 1 ♂, 1 ♀.
- ♂ 2. Suisse, Tessin, Val Bavona, 2.VIII.1936 (Bouvier leg., coll. mea) 1 ♂.
- ♂ 3. Suisse, Valais, Brigue, 16.VII.1953 (coll. mea) 1 ♀.
- ♂ 4. Suisse, Grisons, Grono, VII.1887 (Steck leg., Mus. Berne) 2 ♂, 3 ♀.
- ♂ 5. Suisse, Grisons, Grono, VII.1887 (Steck leg., Mus. Berne) 1 ♂.
- ♂ 6. Suisse, Valais, Useigne, 14.VII.1911 (Steck leg., Mus. Berne) 1 ♂.
- ♀ 1. Suisse, Tessin, Val Bavona, 2.VIII.1936 (Bouvier leg., coll. mea) 1 ♀.

Ammophila (s. s.) heydeni Dahlb. n° 1.

- ♂ 1. France, Pyr. or., Banyuls-sur-Mer, 6-16.VII.1948 (Aubert leg., coll. mea) 1 ♀.
- ♂ 2. France, Var, Caillan (Berland leg., Mus. Paris) 1 ♀.
- ♂ 3. France, Pyr. or., Villefranche de Conflans (Mus. Paris) 1 ♀.
- ♂ 4. Grèce, Mytilène (Mus. Paris) 1 ♀.
- ♂ 5. Liban, Kammodha Plain (Christiansen leg., coll. mea) 1 ♀.
- ♂ 6. Portugal, Rezende, 24.VIII.1951 (coll. de Andrade) 1 ♀.
- ♂ 7. Suisse, Grisons, Grono, VII.1887 (Steck leg., Mus. Berne) 1 ♀.
- ♂ 8. Suisse, Valais, Sierre, 16.VII.1908 (Steck leg., Mus. Berne) 1 ♀.
- ♀ 1. France, Pyr. or., Banyuls-sur-Mer, VI.1929 (coll. mea).
- ♀ 2. France, Pyr. or., Banyuls-sur-Mer, 22.VII-5.VIII.1934 (coll. mea) 1 ♂.
- ♀ 3. France, Pyr. or., Banyuls-sur-Mer, 7-21.IX.1932 (coll. mea) 1 ♂, 1 ♀.
- ♂ 4. Maroc, Tiznit, 10.VI.1947 (coll. mea) 1 ♀.

- ♀ 5. ?, Passomart, 20.VI.1877 (Mus. Berne) 1 ♂.
 ♀ 6. France, Var, Callian, 10.VI.1931 (coll. Naef.) 1 ♂, 1 ♀.

Ammophila (s. s.) heydeni Dahlb. n° 2.

- ♂ 1. France, Pyr. or., Banyuls-sur-Mer, 7-21.IX.1932 (coll. mea) 1 ♀.
 ♂ 2. France, Corrèze, Argentat, 4.IX.1890 (Vachal leg., Mus. Paris) 1 ♂.
 ♂ 3. Espagne, Gérone, Tamaria, VIII.1954 (Pasteels leg., coll. mea) 1 ♀.
 ♂ 4. Espagne, Gérone, Tamaria, VIII.1954 (Pstells leg., coll. mea) 1 ♀.
 ♀ 1. Espagne, Gérone, Tamaria, VIII.1954 (Pasteels leg., coll. mea) 1 ♀.

Ammophila (s. s.) campestris Latr.

- ♂ 1. Suisse, Valais, Martigny, 29.VI.1936 (coll. mea) 1 ♀.
 ♂ 2. Suisse, Valais, Sierre (Mus. Lausanne) 1 ♂.
 ♂ 3. France, Pyr. or., Saillagouse, 10.VII.1922 (Benoist leg., Mus. Paris) 1 ♂, 1 ♀.
 ♀ 1. Suisse, Valais, Sierre, 18.VII.1906 (Mus. Lausanne) 1 ♀.
 ♀ 2. France, Lozère, Bagnols-les-Bains, VII.1939 (coll. Roth) 1 ♀.
 ♀ 3. Suisse, Valais, Alpe Ponchette, 13.VII (Frey-gessner leg. Mus. Berne) 1 ♀.
 ♀ 4. Suisse, Valais, Sierre, 24.VII (Frey-Gessner leg., Mus. Berne) 1 ♀.
 ♀ 5. Suisse, Valais, Brigue, 6.VII.1930 (coll. Naef) 1 ♂.
 ♀ 6. Suisse, Valais, Brigue, 6.VII.1930 (coll. Naef) 1 ♀.
 ♀ 7. Suisse, Valais, Hothenn, 19.VI.1937 (coll. Naef) 1 ♂.
 ♀ 8. Suisse, Grisons, Grono, 16.VII.1885 (Steck leg., Mus. Berne) 2 ♀.

Ammophila (s. s.) pubescens Curt.

- ♂ 1. ? (Mus. Paris) 1 ♂.
 ♀ 1. ? (Mus. Paris) 1 ♂.
 ♀ 2. France, Hautes-Pyrénées, Barèges (Mus. Paris) 2 ♂.
 ♀ 3. Suisse, Valais, Martigny, 15.VI.1889 (Mus. Berne) 1 ♂.

Ammophila (s. s.) apicalis Brullé.

- ♀ 1. Suisse, Valais, Brigue, 30.VII.1932 (coll. Naef) 1 ♂, 2 ♀.

Ammophila (s. s.) nasuta Lep.

- ♀ 1. Algérie, Alger, Les Caroubiers, 16.VIII.1920 (coll. Roth) 1 ♂, 3 ♀.
 ♀ 2. Algérie, Alger, Les Caroubiers, 31.V.1920 (coll. Roth) 1 ♂.

Ammophila (Eremochares) dives Brullé.

- ♂ 1. Maroc, Marrakech, 15.VI.1947 (coll. mea) 1 ♂.
 ♀ 1. Maroc, Marrakech, 11.V.1947 (coll. Naef) 1 ♀.
 ♀ 2. Maroc, Marrakech, 15.VI.1934 (coll. Naef) 1 ♀.

Dans le genre *Ammophila*, j'ai étudié principalement les effets de la stylopisation sur les proportions de l'abdomen, la forme de la tête et l'armature des pattes.

PROPORTIONS DE L'ABDOMEN.

Chez les *Ammophiles*, comme chez les genres voisins, le premier sternite abdominal, long et cylindrique, forme le pétiole; le premier

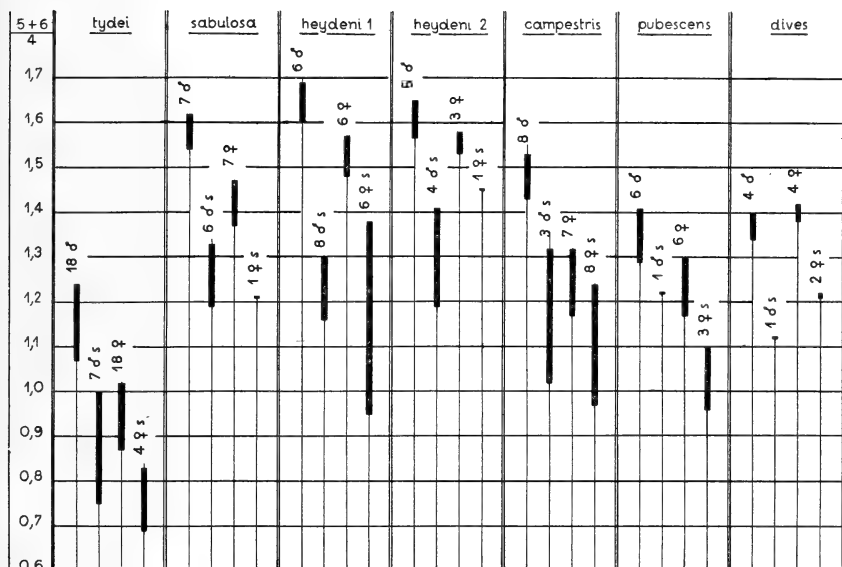


FIG. 1.

Graphique montrant l'influence de la stylopisation sur le rapport

$$\frac{\text{pétiole} + \text{postpétiole}}{\text{tibia postérieur}} \left(\frac{5+6}{4} \right)$$

chez les *Ammophila*. Pour chaque espèce, le trait vertical épais indique les rapports mesurés chez les mâles (♂), les mâles stylopisés (♂ s.), les femelles (♀) et les femelles stylopisées (♀ s.).

tergite qui lui fait suite, plus ou moins dilaté, est souvent nommé postpétiole. Les espèces appartenant au sous-genre *Ammophila s. s.* ont le postpétiole allongé et situé dans le prolongement du pétiole; les espèces qui se rattachent aux sous-genres *Podalonia* Spin.

(*Psammophila* Dahlb.) et *Eremochares* Grib. ont un postpétiole plus fortement dilaté et formant un angle plus ou moins net avec le pétiole. Ces deux premiers articles de l'abdomen sont proportionnellement plus courts et le deuxième est plus élargi chez les femelles que chez les mâles; toutefois, chez les *Eremochares*, la différence sexuelle est faible.

Chez les individus stylopisés, on observe toujours, à côté de déformations mécaniques locales dues à la présence des parasites,

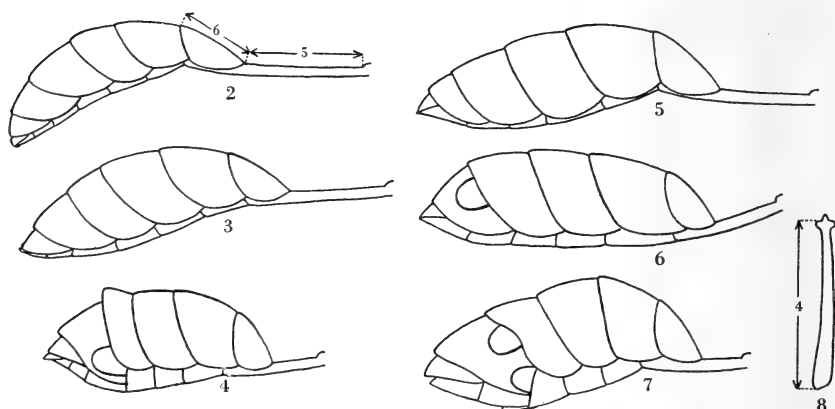


FIG. 2-8.

Ammophila tydei. — 2: Abdomen d'un ♂ normal (5 = longueur du pétiole; 6 = longueur du postpétiole). — 3: ♂ stylopisé n° 1. — 4: ♂ stylopisé n° 5. — 5: ♀ normale. — 6: ♀ stylopisée n° 1. — 7: ♀ stylopisée n° 3. — 8: Tibia postérieur, vu par la face postérieure, montrant la manière de mesurer la longueur 4.

un raccourcissement du pétiole et du postpétiole. Il en résulte de grandes différences d'aspect, rendant souvent difficile l'identification des espèces. J'ai souvent vu, dans les collections, des *Ammophila* s. s. stylopisées prises pour des *Podalonia*. MERCET avait décrit une *Ammophila homogenea*, se distinguant de *tydei* par l'aspect ramassé de l'abdomen et le pétiole court; KOHL a montré que les individus sur lesquels MERCET avait basé son espèce étaient simplement des *tydei* stylopisés.

Pour étudier ce phénomène, j'ai mesuré chez les individus stylopisés et chez des témoins provenant des mêmes régions la longueur de la face dorsale du pétiole (5), du postpétiole (6) et, pour comparaison, la longueur du tibia postérieur (4). Les figures 2

et 8 indiquent comment ces mesures ont été prises; il n'est pas toujours aisé, chez les *Ammophila* s. s., de déterminer la limite entre le pétiole et le postpétiole; il y a cependant en général, lorsque l'on examine l'organe de profil, une légère échancrure, précédant le postpétiole, et que j'ai choisie comme limite.

J'ai ensuite calculé les rapports de la longueur du pétiole, du postpétiole ou des deux réunis sur la longueur du tibia postérieur $\frac{5}{4}$, $\frac{6}{4}$, $\frac{5+6}{4}$. Les effets de la stylopisation ne se manifestent pas toujours également sur les deux premiers articles de l'abdomen. Ainsi, chez les mâles normaux d'*A. tydei*, le pétiole est toujours nettement plus long que le postpétiole; chez les mâles stylopisés de la même espèce, il en est parfois de même, mais le rapport peut aussi être inversé: le pétiole étant proportionnellement plus raccourci que le postpétiole, c'est ce dernier qui devient le plus long. Suivant que l'on choisit l'un ou l'autre des trois rapports mesurés, on obtient donc une sériation différente des individus; j'ai surtout étudié le rapport $\frac{5+6}{4}$ soit les longueurs additionnées du pétiole et du postpétiole sur celle du tibia postérieur.

Le graphique n° 1 résume l'ensemble des observations; je n'y ai cependant pas fait figurer les espèces pour lesquelles je n'avais pas de mâles stylopisés à ma disposition, et qui viennent d'ailleurs confirmer ce que l'on voit chez les autres. Les figures 2 à 7 donnent quelques exemples, choisis chez *A. tydei*. Voici les principaux faits mis en évidence.

1. Tous les individus sont modifiés par la stylopisation, qui agit de façon semblable chez toutes les espèces. On observe un raccourcissement des deux premiers articles de l'abdomen; l'examen des rapports $\frac{5}{4}$ et $\frac{6}{4}$ montre que le pétiole et le postpétiole sont tous deux atteints. L'abdomen des individus stylopisés devient plus globuleux et, avec une augmentation de l'effet, on note que l'angle entre les faces dorsales du pétiole et du postpétiole est de moins en moins obtus.

2. Les deux sexes sont également atteints. L'abdomen étant normalement plus ramassé chez les femelles que chez les mâles, certains mâles stylopisés ressemblent beaucoup, à ce point de vue, à des femelles (voir par exemple les figures 3 et 5). Peut-on parler d'intersexualité? C'est une affaire de définition, mais si on l'admet,

on doit alors considérer les femelles styloposées comme des hyper-femelles. Il est plus simple d'admettre que la styloposisation a un effet général sur la forme de l'abdomen, sans parler d'intersexualité.

3. Les effets de la styloposisation, en ce qui concerne le caractère étudié ici, sont assez marqués pour que les individus parasités, même les moins déformés, soient presque toujours nettement en dehors des limites de la variation des individus normaux. Ce fait se vérifie aussi dans l'examen des rapports $\frac{5}{4}$ et $\frac{6}{4}$.

4. L'étendue de la variation est à peu près semblable chez les femelles et les mâles normaux. Lorsque le nombre d'individus examinés est suffisant, cette variation apparaît plus étendue chez les spécimens styloposés.

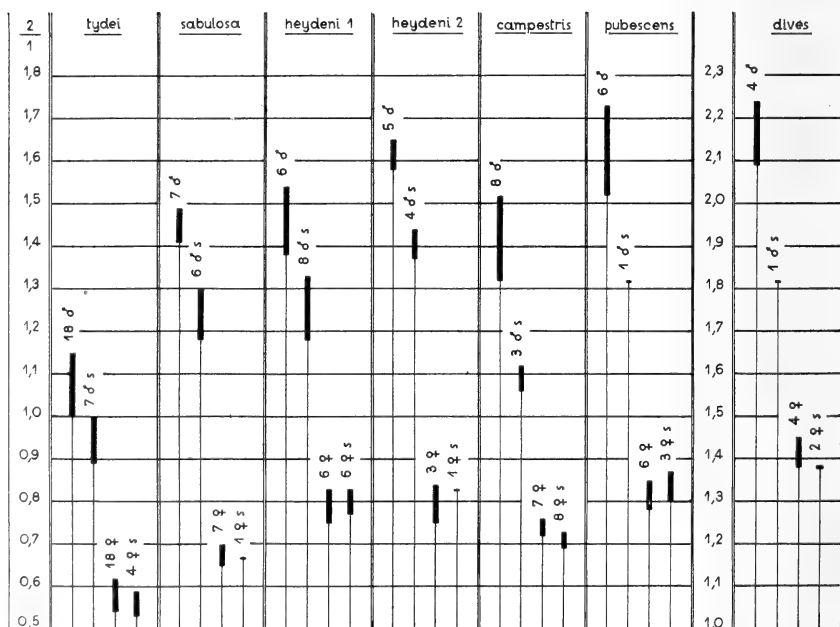


FIG. 9.

Graphique montrant l'influence de la styloposisation sur le rapport $\frac{2}{1}$ (voir la fig. 10) chez les *Ammophila*. Pour chaque espèce, le trait vertical épais indique les rapports mesurés chez les mâles (♂), les mâles styloposés (♂s), les femelles (♀) et les femelles styloposées (♀s).

FORME DE LA TÊTE.

Les *Ammophiles* présentent souvent de grandes différences sexuelles dans la forme de la tête. Chez les espèces des sous-genres *Ammophila* s. s. et *Podalonia*, la face de la femelle est large, avec les bords internes des yeux presque parallèles (fig. 11); les mâles ont la face plus étroite, avec les yeux nettement convergents vers le bas (fig. 10). Le clypéus est plus large et moins allongé chez les

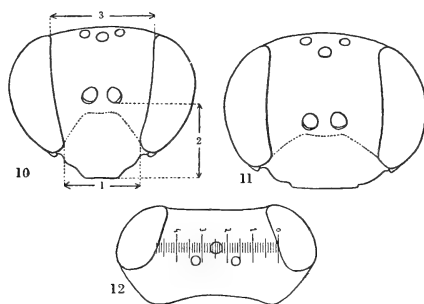


FIG. 10-12.

Ammophila tydei. — 10: Tête de ♂, vue de face, montrant les trois longueurs mesurées. — 11: Tête de ♀, vue de face. — 12: Tête de ♂, vue par-dessus, montrant la manière de placer l'échelle graduée pour mesurer la longueur 3; celle-ci comprendrait ici 48 divisions.

femelles que chez les mâles. Chez les *Eremochares*, la face est étroite dans les deux sexes, mais les yeux sont plus fortement convergents vers le bas chez les mâles.

La forme de la tête étant modifiée par la stylopisation, j'ai cherché à l'apprécier par des mesures faciles à effectuer, et je me suis arrêté à trois de ces dimensions (fig. 10): 1° la largeur minimum de la face (distance interoculaire) dans sa partie inférieure; 2° la distance entre le rebord inférieur des insertions antennaires (plus facile à déterminer que la limite supérieure du clypéus) et le bord antérieur du clypéus; 3° la distance interoculaire au niveau de l'ocelle antérieur; la figure 12 indique comment il faut placer l'échelle pour prendre cette dernière mesure.

J'ai établi, chez les individus stylopisés et les mêmes témoins que pour le caractère précédemment étudié, les rapports $\frac{2}{1}$ et $\frac{3}{1}$.

Le premier indique les proportions du clypéus augmenté dans le haut de l'écusson frontal, le deuxième mesure la convergence des yeux. Les deux rapports donnent d'ailleurs des résultats tout à fait comparables; un allongement du clypéus est en effet lié, chez les Ammophiles, à une plus forte convergence des yeux.

Le graphique n° 9, relatif au rapport $\frac{2}{1}$, donne une vue d'ensemble du phénomène et nous permet de tirer les conclusions générales suivantes.

1. Tous les mâles sont modifiés, et de façon semblable chez les diverses espèces, par la styloposition; celle-ci a pour effet d'élargir le clypéus; l'étude du rapport $\frac{3}{1}$ montre qu'il y a, de façon concomitante, une diminution de la convergence des yeux. Les femelles styloposées ne se distinguent par contre guère des femelles normales; les faibles déviations observées se produisant dans un sens ou dans l'autre, elles ne sont très probablement pas significatives, et l'on peut admettre que le parasitisme est sans effet sur ce caractère chez les femelles.

2. Les mâles styloposés, tout en restant assez voisins des mâles normaux, se rapprochent cependant des femelles. Ces dernières n'étant pas modifiées, on peut admettre plus facilement que dans le cas précédent que les mâles styloposés sont intersexués.

3. Comme pour le caractère précédent, les individus styloposés se trouvent tous en dehors des limites de variation des individus normaux.

4. La variation est faible chez les femelles normales, plus accusée chez les mâles normaux, ce qui est peut-être dû au fait qu'elle est, chez ces derniers, de type dysharmonique. L'amplitude de la variation ne semble pas être sensiblement plus élevée chez les mâles styloposés, mais le nombre de spécimens examinés n'est pas suffisant pour que cette conclusion soit considérée comme certaine.

ARMATURE DES PATTES

Il y a de fortes différences sexuelles dans le développement des épines et des poils sur les pattes. On peut prendre comme exemple *A. tydei*; ce qui est vrai pour cette espèce l'est en grande partie pour les autres.

Chez la femelle, les trochanters et les fémurs antérieurs portent en dessous une rangée de longues soies noires (psammophores); les tibias antérieurs portent d'assez nombreuses épines et, de plus, sur leurs faces interne et inférieure, quelques longs poils noirs; les tarsi antérieurs, assez fortement asymétriques, sont munis à leur bord externe d'un peigne formé de longues et fortes épines; ils portent de nombreuses épines plus courtes sur leurs autres faces. Les tibias et les tarsi 2 et 3 sont fortement épineux.

Chez le mâle, les trochanters et les fémurs antérieurs ne portent généralement en dessous que des poils blancs; j'ai vu cependant 6 exemplaires de l'Europe méridionale, sur une trentaine que j'ai examinés, où quelques soies noires apparaissent parmi les poils blancs; les 60 exemplaires nord-africains étudiés ne montrent que des poils blancs. Les tarsi antérieurs ne sont pas asymétriques et leurs épines, de même que celles des tibias, sont beaucoup moins nombreuses et moins longues que chez la femelle. Les tibias antérieurs ne portent généralement pas de poils; j'ai cependant observé 5 spécimens portant un, parfois deux poils sur cet article. Les épines des tibias et des tarsi 2 et 3 sont moins nombreuses et plus faibles que chez la femelle.

La variation individuelle dans le développement des poils et des épines, le fait que ces dernières se raccourcissent par usure, rend difficile l'appréciation de l'influence éventuelle de la stylopisation; cette influence est toujours faible, mais évidente chez certaines espèces. Il semble que la stylopisation des femelles entraîne parfois une légère régression de la spinulation des pattes; c'est ce que j'ai observé chez *A. dispar* et certains exemplaires de *tydei*.

Une particularité plus facile à mettre en évidence est le développement des épines et des poils chez les mâles stylopisés. Ce fait est très net chez certains *tydei*. Les mâles 3 et 7 ne sont pas modifiés à ce point de vue; les mâles 1 et 2 montrent quelques poils noirs aux fémurs, mais guère plus développés que chez certains mâles normaux. Le développement de l'armature des pattes est évident chez les trois derniers mâles, 4, 5 et 6, d'Egypte. Tous trois ont une rangée de soies noires aux fémurs antérieurs, caractère qui n'apparaît jamais chez les mâles normaux de l'Afrique du Nord; les tibias antérieurs portent d'assez nombreux poils; les épines du peigne sont plus longues que chez les mâles normaux, tout en n'atteignant cependant de loin pas le développement de celles de la femelle.

Toutes les autres épines des pattes sont également plus développées que chez les mâles. Chez d'autres espèces aussi, j'ai observé un développement un peu plus accusé de la spinulation des pattes chez les mâles styloposés.

Ces mâles, chez lesquels on voit se développer jusqu'à un certain degré les caractères sexuels de la femelle peuvent à juste titre être considérés comme intersexués.

AUTRES CARACTÈRES.

Parmi les individus styloposés, quatre présentent de nettes anomalies de nervulation: interruption de nervures dans la région des cellules cubitales. Ce nombre est trop faible pour assurer que ces modifications sont en relation avec le parasitisme, comme ce semble être le cas chez les *Andrena*. La styloposisation peut modifier la pilosité. Ainsi, la pubescence argentée est toujours plus développée sur la face chez les mâles que chez les femelles; sous l'effet de la styloposisation, cette pubescence peut s'accroître chez les femelles. Chez les mâles les plus fortement atteints, ayant des proportions du clypéus qui se rapprochent de celles de la femelle, on observe aussi une modification de la forme du bord antérieur et de la sculpture du clypéus. Je n'ai pas observé d'autres modifications des caractères sexuels chez les individus parasités.

GENRE BEMBECINUS COSTA

La seule espèce étudiée est *B. tridens* F., longtemps classée dans le genre *Stizus* Latr. Le parasite a été récemment décrit par PASTEELS (1954) sous le nom de *Pseudoxenos crassidens*. Voici la liste des spécimens styloposés que j'ai examinés.

- ♂ 1. France, Dordogne, Les Eyzies, 1953 (Steiner leg., coll. mea) 2 ♂.
- ♂ 2. Ussuri, Sichota Alin (Inst. Zurich) 1 ♀.
- ♂ 3. Yougoslavie, Herceenovi, VIII.1952 (Verhoeff leg., coll. mea) 2 ♀.
- ♂ 4. Grèce, Corfou, VII-VIII.1954 (coll. Verhoeff) 2 ♀.
- ♂ 5 à 8. Grèce, Corfou, VII-VIII.1954 (coll. Verhoeff) 1 ♀.
- ♂ 9. Algérie, El Kantara, 14.V.1954 (Linsenmaier leg., coll. mea) 2 ♂.
- ♀ 1. France, Haute-Savoie, Sciez, 19.VII.1931 (coll. mea) 1 ♀.
- ♀ 2. France, Haute-Savoie, Sciez, 6.VII.1930 (coll. mea) 1 ♂.

- ♀ 3. France, Haute-Savoie, Sciez, 6.VII.1930 (coll. mea) 1 ♂.
 ♀ 4. France, Haute-Savoie, Sciez, 6.VII.1930 (coll. mea) 1 ♀.
 ♀ 5. Suisse, Berne, La Neuveville (Jacob leg., Mus. Lausanne) 1 ♀ (type).
 ♀ 6. Suisse, Genève, Peney, 14.VII.1876 (Tournier leg., Mus. Genève) 1 ♀.
 ♀ 7. Suisse, Genève (Mus. Genève) 1 ♀.
 ♀ 8. ? Suisse (Mus. Genève) 1 ♂.
 ♀ 9. Italie, Piémont, Orada (Berio leg., Mus. Gênes) 1 ♀.
 ♀ 10. Italie, Piémont, Orada (Berio leg., Mus. Gênes) 1 ♀.
 ♀ 11. Grèce, Corfou, VII-VIII.1954 (coll. Verhoeff) 1 ♂.
 ♀ 12. Grèce, Corfou, VII-VIII.1954 (coll. Verhoeff) 1 ♀.
 ♀ 13. Suisse, Valais, Useigne, 9.VII.1908 (Steck leg., Mus. Berne) 1 ♀.
 ♀ 14. France, Dordogne, Les Eyzies, 1954 (Steiner leg., coll. mea) 3 ♂.

J'ai étudié principalement, chez cette espèce, la forme de la tête et la coloration du clypéus.

FORME DE LA TÊTE.

On observe des différences sexuelles comparables à celles que nous avons signalées chez les *Ammophila*. Ici cependant, les bords internes des yeux de la femelle ne sont pas à peu près parallèles,

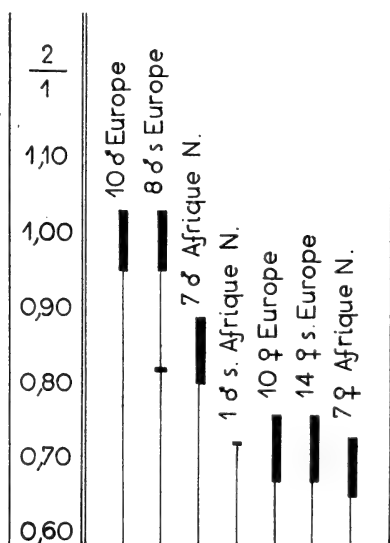


FIG. 13.

Graphique montrant l'influence de la stylopisation sur le rapport $\frac{2}{1}$ chez *Bembecinus tridens*.

mais seulement un peu moins convergents que chez le mâle. J'ai apprécié la forme de la tête par les mêmes rapports $\frac{2}{1}$ et $\frac{3}{1}$ que chez les *Ammophiles*; le graphique n° 13 donne le résultat des observations pour le premier de ces rapports.

Notons tout d'abord que j'ai dû séparer les individus d'Europe de ceux de l'Afrique du Nord, qui forment la sous-espèce *errans* Beaum. Comme je l'ai indiqué en effet (1954), chez les mâles nord-africains, le clypéus est proportionnellement plus large; chez les femelles, la différence est moins marquée.

Sur les 8 mâles stylopisés d'Europe et d'Asie, 7 ne m'ont pas paru différer des individus normaux par la forme de leur tête; ils sont porteurs d'un ou deux parasites du sexe femelle; le 8^e individu, par contre, infecté par deux Strepsiptères mâles, présente un clypéus plus large, qui le rapproche des mâles de la sous-espèce *errans*. D'Afrique du Nord, j'ai examiné un mâle porteur de deux parasites mâles, dont la tête, modifiée par rapport aux mâles normaux de la même région, rappelle celle de la femelle. Les 15 femelles européennes stylopisées, atteintes par des parasites des deux sexes, ne diffèrent pas, par la forme de leur tête, des femelles témoins.

Laissant de côté le lien possible entre le sexe du parasite et le degré de la modification, nous aurions ici, au cas où les faits signalés se confirmeraient, une réaction assez différente de celle observée chez les *Ammophila*. Chez ces dernières, tout individu parasité se distingue nettement des normaux; chez les *Bembecinus* au contraire, ce n'est que dans certains cas que la styloposition ferait effet. Il serait nécessaire de vérifier ce fait sur un plus grand nombre de spécimens.

COLORATION DU CLYPÉUS.

Chez le mâle, le clypéus et le labre sont toujours jaunes; chez la femelle, la couleur de ces pièces est sujette à la variation géographique. En Europe, le clypéus et le labre de la femelle sont généralement noirs ou à peine tachés de jaune au bord antérieur, la tendance à l'éclaircissement étant plus marquée dans certaines régions. Chez la sous-espèce *errans*, on observe plus fréquemment une coloration jaune plus ou moins étendue du clypéus. A Chypre, cette coloration claire devient la règle.

Les mâles stylopisés ont le clypéus et le labre jaunes comme les individus normaux. Chez les femelles, d'après le matériel que j'ai à ma disposition, l'effet semble varier géographiquement; 9 femelles stylopisées de Suisse et de France ont le clypéus et le labre en grande partie jaune, comme chez les mâles; sur 2 femelles d'Italie, de la même localité, atteintes chacune d'un parasite, l'une a le clypéus jaune, l'autre le clypéus à peine éclairci au bord antérieur. Chez 2 femelles parasitées de Corfou, le clypéus est aussi noir que chez les témoins.

Il est entendu que ces individus ne sont pas assez nombreux pour que l'on puisse tirer des conclusions définitives. Cependant, le fait que la couleur du clypéus varie déjà géographiquement chez les individus témoins renforce l'hypothèse d'une variation géographique des effets de la stylopisation. On pourrait supposer par exemple que chez la race de Corfou la coloration noire du clypéus est plus fortement fixée (génétiquement) que dans d'autres races et qu'elle ne peut pas être modifiée par la présence d'un Strepsiptère.

GENRE BEMBIX F.

Mes observations ne portent que sur trois spécimens, mais qui présentent un certain intérêt taxonomique. Ces insectes, en effet, sont les types de deux espèces décrites par des auteurs espagnols et qui ne sont, comme je l'ai déjà signalé (1953) que des individus stylopisés d'espèces banales; ils sont conservés à l'Institut d'entomologie de Madrid.

Bembix hispanica Mercet a été basé sur deux mâles, qui sont en fait des *oculata* Latr. stylopisés. J'ai pu examiner en détail l'un de ces exemplaires, atteint par deux parasites femelles immatures et je signale ici ses principales caractéristiques.

Chez les individus de l'Europe du Sud-Ouest de cette espèce, les dessins sont glauques chez le mâle, jaunes chez la femelle et ils sont distribués de façon un peu différente chez les deux sexes. Le mâle stylopisé a les dessins distribués comme ceux d'un mâle, mais de couleur jaune, comme chez la femelle. Cet individu présente aussi une régression de ses caractères sexuels. Les saillies des articles du funicule sont moins accusées que chez un mâle normal. Les fémurs 2 ne sont presque pas dentés en scie à leur face inférieure.

Quoique la taille de l'individu soit grande, le deuxième sternite ne montre qu'une très faible indication de carène; la plate-forme du sixième sternite est peu nettement limitée, moins saillante que chez les très petits mâles, les tubercules des angles postérieurs à peine indiqués. Le septième tergite est plus long que d'habitude, non sinué sur les côtés; sur le septième sternite, la carène médiane est aplatie jusque près de l'extrémité. Valves de l'armature génitale un peu plus étroites et un peu plus ponctuées que chez un individu normal.

Je n'ai pas pu étudier en détail l'autre exemplaire de *B. hispanica*, mais j'ai pu constater qu'il s'agissait également d'un *oculata* stylopisé.

Bembix paradoxa Giner Mari a été décrit d'après un seul exemplaire femelle provenant de Las Arenas. D'après son auteur, ce serait une espèce bien extraordinaire. En réalité, l'examen du type m'a montré qu'il s'agit sans doute d'un individu stylopisé de *B. rostrata* L. L'aspect particulier de l'insecte provient surtout du fait que l'abdomen est fortement déformé et sa sculpture modifiée par la présence de quatre parasites. Les dessins clairs sont peu développés, mais j'ai vu un individu normal de même provenance de coloration assez semblable. Tous les autres caractères principaux: forme des mandicules, du labre, du clypéus, du vertex, sculpture de la tête et du thorax ne diffèrent pas de ce que l'on voit chez une femelle normale. Il reste cependant un caractère « paradoxal », c'est la structure des antennes ou du moins du fragment d'antenne subsistant seul chez cet unique exemplaire; GINER MARI a figuré les articles, curieusement déformés, de cette partie basale du funicule. Y a-t-il un lien entre cette structure spéciale et la stylopisation ? Il est difficile de le savoir; cependant, il me paraît plutôt qu'il s'agit là d'une malformation accidentelle et sans rapport avec la présence des parasites.

DISCUSSION DES RÉSULTATS.

L'on a souvent cherché à donner une interprétation des effets de la stylopisation de même que de phénomènes semblables observés à la suite du parasitisme chez divers Arthropodes (Dryinides chez les Homoptères, Sacculines chez les Crabes, etc.). Mais il faut bien avouer que si certaines hypothèses sont vraisemblables, aucune

n'est prouvée à l'heure qu'il est. Il faudrait pouvoir expliquer le fait même que la présence d'un parasite entraîne des modifications chez l'hôte, le fait que ces modifications prennent souvent l'allure de l'intersexualité et enfin la variation du phénomène.

En ce qui concerne les deux premiers points, on peut constater que le parasite mime l'action de certains gènes. On voit par exemple apparaître chez les mâles, sous l'effet de la stylopisation, des caractères sexuels qui sont normalement déterminés par le complexe des gènes sexuels de la femelle. Nous avons vu se développer chez les femelles européennes de *Bembecinus tridens*, sous l'effet des parasites, une coloration du clypéus qui caractérise normalement une race de la Méditerranée orientale; nous avons vu également certains mâles européens stylopisés de cette espèce acquérir les proportions de la tête des mâles normaux de l'Afrique du Nord. Enfin, les différences observées dans la longueur du pétiole des *Ammophila* parasitées sont semblables à celles que l'on note entre les diverses espèces du genre. On peut donc dire que les Hyménoptères stylopisés réalisent en quelque sorte des phénocopies.

Quel est le mécanisme profond du phénomène ? Si l'on admet que les gènes agissent sur les caractères par de longues chaînes de réaction, l'on peut supposer que le parasite empêche le déroulement normal de ces réactions et en substitue d'autres. Il pourrait le faire en émettant certaines substances ou en en soustrayant; il pourrait également agir de façon générale sur le métabolisme de l'hôte, ce qui provoquerait indirectement des modifications plus spécifiques. Nous n'avons aucune manière de savoir actuellement si l'une ou l'autre de ces modalités se réalise en fait ou si d'autres phénomènes sont en cause. Le seul document que je puisse verser au dossier est l'examen d'un gynandromorphe biparti d'*Ammophila tydei*. Chez ce spécimen, les appendices du côté gauche sont typiquement femelles, ceux du côté droit typiquement mâles; au cours du développement, il n'y a donc eu aucune influence, par d'éventuelles hormones de gènes, d'un des côtés du corps sur l'autre. Or nous avons vu que la spinulation des pattes était facilement modifiée par la présence d'un parasite.

Un autre problème est celui de la variation des effets. Pourquoi l'influence de la stylopisation est-elle très nette chez certains groupes ou certaines espèces, faible ou nulle chez l'autres ? Pourquoi, chez une espèce donnée, certains caractères sont-ils atteints et

d'autres pas ? On a supposé que la stylopisation agissait surtout sur les caractères phylogénétiquement ou ontogénétiquement les plus récents, ou sur ceux qui sont naturellement les plus variables. La base de cette variation serait donc dans la nature même du caractère; de ce fait, les explications que nous pourrions en donner sont tout aussi hypothétiques que celles qui ont été mises en avant pour les effets généraux de la stylopisation.

Demandons-nous enfin pourquoi le degré de la modification varie d'un individu à l'autre de la même espèce. Les différences de réaction pourraient provenir en partie des différences de constitution génétique des individus atteints, mais il est plus probable qu'elles sont liées à des variations dans l'action du parasite; c'est l'inducteur qui serait variable, ce que l'on pourrait rattacher par exemple au nombre de parasites, à leur sexe ou à l'époque de l'infestation. Il me semble que pour l'étude de ce type de variation, la méthode biométrique que j'inaugure ici dans ce domaine, pourra rendre des services. Il faudrait encore la perfectionner et surtout multiplier les observations; le faible nombre d'individus examinés ne me permet pas de tirer des conclusions bien solidement établies et les résultats sont jusqu'à présent assez décevants.

J'ai cherché à savoir, par exemple, s'il existait chez un individu donné une concordance dans le degré de transformation des divers caractères. Autrement dit, un individu ayant un caractère fortement modifié par la stylopisation a-t-il aussi ses autres caractères fortement atteints ? Plaçons les mâles stylopisés d'*Ammophila tydei* par ordre de modification croissante des caractères $\frac{2}{1}$, $\frac{5+6}{4}$ et spinulation des pattes, nous obtenons les sériations suivantes:

3, 1, 7, 6, 2, 4, 5. — 1, 3, 7, 4, 2, 5, 6. — 3, 7, 1, 2, 4, 5, 6.

Suivant le caractère envisagé, l'ordre n'est pas exactement le même, mais il faut tenir compte de certaines causes d'erreur: chez les mâles normaux, il n'y a déjà pas de concordance entre les caractères $\frac{2}{1}$ et $\frac{5+6}{4}$; si l'on choisit, à la place de $\frac{2}{1}$ le rapport $\frac{3}{1}$ et à la place de $\frac{5+6}{4}$ les rapports $\frac{5}{4}$ ou $\frac{6}{4}$, l'arrangement est un peu différent; enfin, de légères erreurs de mesure peuvent avoir ici une assez grande importance. Ceci admis, on observe une certaine concordance dans le degré de modification des divers caractères;

les individus, 1,3 et 7 sont relativement peu modifiés, les individus 4,5 et 6 le sont plus fortement, pour tous les caractères envisagés. Ceci est en accord avec les constatations de SALT. Les résultats sont malheureusement moins bons avec les autres espèces que j'ai étudiées.

Existe-t-il un rapport entre le degré de la transformation et le nombre de parasites ? Dans une certaine mesure seulement. Les porteurs de plusieurs parasites sont généralement plus fortement modifiés que ceux qui n'en présentent qu'un seul, mais il y a des exceptions. On peut constater aussi que deux individus atteints par un seul Strepsiptère, du même sexe, peuvent montrer des degrés différents de transformation. Chez *Bembecinus tridens*, il pourrait exister un rapport entre l'intensité de l'influence et le sexe des parasites; ce serait à vérifier sur de plus nombreux exemplaires. Chez *Ammophila*, je n'ai rien constaté de semblable. Il est d'ailleurs possible que si, dans certains cas, les parasites mâles agissent de façons plus marquée, ce soit dû simplement à leur plus forte taille.

Bref, avec le matériel dont j'ai disposé jusqu'à maintenant il ne m'a pas été possible de tirer des conclusions précises sur les causes de la variation dans les effets du parasitisme. Ces causes sont probablement multiples.

Dans l'étude de la stylopisation, nous en sommes au stade un peu ingrat où il est surtout nécessaire d'accumuler des faits précis, qui permettront peut-être par la suite de donner une explication générale du phénomène. J'espère pouvoir, dans un deuxième travail, apporter des renseignements complémentaires et je serais reconnaissant aux entomologistes qui voudraient bien me confier du matériel à l'étude.

RÉSUMÉ.

1. Chez les *Ammophila*, les individus stylopisés se distinguent constamment des individus normaux par un raccourcissement du pétiole et du postpétiole dans les deux sexes et par une modification de la forme de la tête chez les mâles, qui les rapproche des femelles. On peut aussi observer des phénomènes d'intersexualité dans l'armature des pattes.

2. Chez *Bembecinus tridens* F. une modification dans la forme de la tête s'observe chez certains mâles stylopisés seulement. Il

semble exister d'autre part une variation géographique dans les effets du parasitisme sur la couleur du clypéus de la femelle.

3. Chez les *Bembix* mâles stylopisés, on peut noter une régression des caractères sexuels.

4. La méthode biométrique permet d'étudier de façon plus précise qu'on ne l'a fait jusqu'à maintenant la variation dans les effets de la stylopisation.

TRAVAUX CITÉS

- BEAUMONT, J. DE. 1953. *Les Bembix espagnols et nord-africains décrits par R. G. Mercet et J. Giner Mari*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 26: 77-80.
- 1954. *Les Bembecinus de la région paléarctique*. Ibid. 27: 241-276.
- BOHART, R. M. 1941. *A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America*. Univ. Californ. Publ. in Ent. 7: 91-160.
- PASTEELS, J. 1954. *Enquêtes sur les Strepsiptères; 4^e série; Strepsiptères du Musée zoologique de Lausanne*. Bull. Ann. Soc. ent. Bel. 90: 349-355.
- PÉREZ, J. 1886. *Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du genre Andrena*. Act. Soc. linn. Bordeaux. 40: 21-60.
- SALT, G. 1927. *The effects of stylopisation on aculeate Hymenoptera*. Jour. exp. Zool. 48: 223-319.
- VANDEL, A. 1933. *Un cas d'inversion sexuelle parasitaire produit chez Odynerus innumerabilis Saussure par un Strepsiptère du genre Pseudozenos*. Bull. biol. Fr. Belg., 67: 125-133.
-

N° 3. **Eugène Binder.** — Mollusques nouveaux de Côte d'Ivoire. Prosobranches d'eau douce.

(Avec 18 figures dans le texte.)

(Centre suisse de recherche scientifique en Côte d'Ivoire. — Muséum d'histoire naturelle de Genève.)

Au Professeur Guyénot, mon maître, pour son 70^e anniversaire, en témoignage de ma gratitude.

J'ai récolté ces quelques espèces nouvelles au cours d'un séjour que j'ai fait en automne 1954 au Centre suisse de recherche scientifique d'Adiopodoumé pour étudier les mollusques d'eau douce.

Je tiens à remercier, dans cette première publication sur les résultats de mon séjour, M. le professeur J.-G. BAER et le Comité pour le Centre suisse de recherche scientifique, M. le professeur MANGENOT, directeur de l'IDERT dans l'enceinte duquel se trouve le laboratoire du Centre suisse, M. G. TOURNIER, directeur du Centrifan d'Abidjan, M. le vice-consul de Suisse M. WIMMER, toutes les personnes qui ont contribué à rendre mon séjour fruc-

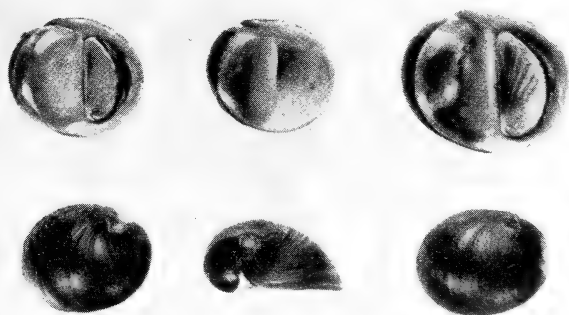


FIG. 1.

Neritina tiassalensis, grandeur naturelle.

tueux, et particulièrement M. le Dr U. RAHM, gérant du Centre suisse, à qui je dois la découverte de l'espèce à laquelle j'ai donné son nom.

ARCHAEOGASTROPODA NERITACEA

Fam. Neritidae.

Genre NERITINA Lam.

Neritina (Neripteron, section Alina) tiassalensis n. sp.

Coquille aplatie, à dernier tour enveloppant et à sommet recouvert. La suture est visible sur un demi à trois quarts de tours. L'ouverture forme avec l'aire columellaire un cercle presque parfait divisé en deux demi-cercles par le bord columellaire qui est droit et ne porte pas de dents. Le bord supérieur est séparé de l'avant-dernier tour par un sillon étroit et remonte en direction du

sommet en formant un lobe qui ne s'étale pas dans le plan de l'ouverture.

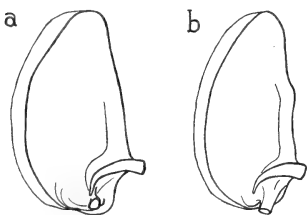


FIG. 2.

Face interne de l'opercule chez
a) *N. tiassalensis*, b) *N. acquinoxialis* Morelet.

Couleur brun rougeâtre, couvert d'un réseau plus ou moins serré de lignes noires, avec parfois des taches noires réparties selon des bandes spirales. La couleur transparait à travers le cal blanc brillant qui recouvre l'aire columellaire.

La surface de la coquille a un aspect satiné. Les stries d'accroissement sont très fines, à peine visibles

à l'œil nu, mais il y a de place en place des bourrelets. Au microscope on distingue de minuscules dépressions alignées formant des lignes spirales pointillées très serrées: environ 65 dépressions par millimètre dans le sens spiral et 100 lignes spirales par millimètre de hauteur.

L'opercule est de couleur orangée à l'extérieur avec souvent une zone noirâtre près de la columelle. Sa face interne porte une crête bien développée et une cheville courte, verticale, reliée à la crête par une arête d'importance variable mais toujours faible. Le bourrelet qui forme le bord inférieur de l'opercule est sinueux.

La dent centrale de la radula est presque carrée, ses angles postérieurs arrondis. La première latérale est allongée, avec un bord postérieur anguleux et une crête qui n'occupe que la moitié externe de la longueur de la dent. En avant, cette dent présente une petite

lamelle qui s'articule avec le bord postérieur de la dent précédente. La latérale externe porte une « ombrelle » forte, garnie de 10 à 12 petites pointes du côté externe seulement; le côté interne est lisse et arrondi. Les dents marginales sont au nombre de 80 par rangée de chaque côté; les premières portent 15 pointes, sur le côté externe seulement.

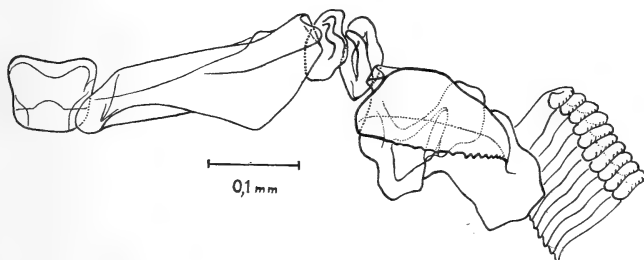


FIG. 3.
Radula de *Neritina tiassalensis*.

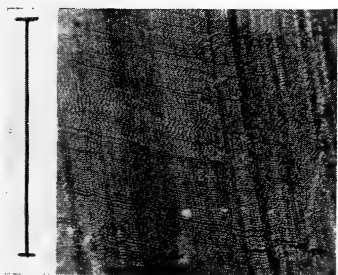


FIG. 4.
Surface de la coquille de *Neritina tiassalensis* vue au microscope.
Le trait dans la marge représente 1 mm.

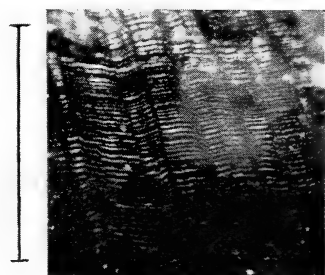


FIG. 5.
Surface de la coquille de *Neritina aequinoxialis* Morelet vue au microscope.
Même échelle que la figure 4.

La taille est nettement différente dans les deux sexes. Chez les mâles, elle varie entre

	Hauteur	8 mm.,	largeur	10 mm.,	épaisseur	5 mm.
et	»	13 »	»	15 »	»	7,5 »

celle des femelles varie entre

	Hauteur	11 mm.,	largeur	13 mm.,	épaisseur	7 mm.
et	»	19 »	»	23 »	»	12 »

Localité type: rapides du fleuve Bandama, à Tiassalé, sur les rochers moussus en plein courant. Souvent hors de l'eau.

N. tiassalensis est une espèce d'eau douce, typiquement rhéophile. Cet habitat suffirait à la distinguer de *N. aequinoxialis* Morelet, espèce d'eau saumâtre et stagnante à laquelle elle ressemble beaucoup. Les différences morphologiques sont pourtant nettes, ce sont: le bord columellaire de l'ouverture sans dents, l'aire columellaire colorée et qui n'est pas séparée par une arête de la face externe de la coquille, mais arrondie, la forme de la cheville et du bourrelet postérieur sur la face interne de l'opercule (fig. 2), et la sculpture microscopique de la coquille (fig. 4 et 5). La taille de *N. tiassalensis* est en moyenne plus grande que celle de *N. aequinoxialis*.

MESOGASTROPODA RISSOACEA

Fam. **Hydrobiidae**, sous-fam. **Hydrobiinae**.

Genre **HYDROBIA** Hartmann.

Hydrobia guyenoti n. sp.

Coquille perforée, conique, de proportions variables. Les quatre tours de spire sont bien détachés et la suture est très pro-

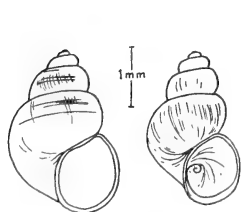


FIG. 6.
Hydrobia guyenoti.

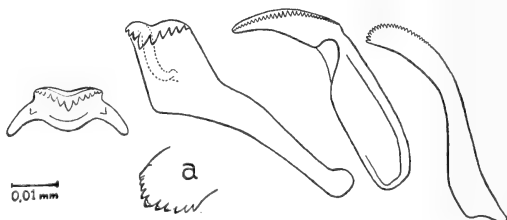


FIG. 7.
Radula de *Hydrobia guyenoti*.
a: dent latérale vue par-dessus.

fonde. La spire est légèrement plus haute que l'ouverture. Couleur jaune corné, surface montrant des stries d'accroissement serrées et irrégulières et quelques faibles stries spirales.

Ouverture ovale plus étroite en haut, légèrement aplatie du côté pariétal. Péristome continu, non épaissi ni évasé.

Opercule spiralé faisant deux tours.

Radula à dent centrale échancrée en avant et portant 13 pointes antérieures plus une pointe adventice de chaque côté. Latérale à 4 pointes du côté interne et 5 du côté externe de la pointe principale. Première marginale à 30, seconde marginale à 25 pointes très fines.

Longueur	Largeur	Hauteur de l'ouverture	Largeur de l'ouverture
2,72 mm.	1,81 mm.	1,28 mm.	1,66 mm.
2,53 »	1,53 »	1,16 »	0,94 »

Trouvée sur les morceaux de bois flottants, parmi la végétation inondée, au fond de la baie de Toupah, lagune Ebrié (localité type).

Fam. **Hydrobiidae**, sous-fam. **Bithyniinae**.

Genre **BITHYNIA** Leach.

Bithynia (Gabbia) tournieri n. sp.

Coquille ombiliquée, conique, lisse et transparente. Quatre tours et demi bombés, surtout le dernier. Spire à peine plus haute que l'ouverture. Pas de stries d'accroissement ni de stries spirales.

Ouverture anguleuse en haut, arrondie en bas, à bord pariétal droit. Péristome continu, à peine détaché, non épaissi.

Opercule à partie spiralée occupant moins du tiers de la largeur chez l'adulte et rapproché de la columelle. Un ou plusieurs forts bourrelets concentriques à place variable.

Radula à dent centrale portant 7 pointes antérieures et 5 pointes accessoires de chaque côté. Dent latérale à 7 pointes, la plus forte au milieu, et à talon court et proéminent. Marginale interne à base très large.



FIG. 8.

Bithynia (Gabbia)
tournieri.

Grossissement trois fois.

Longueur	Largeur	Hauteur de l'ouverture	Largeur de l'ouverture
7,3 mm.	5,6 mm.	3,7 mm.	3,3 mm.
9 »	6,6 »	4,3 »	3,5 »
7,5 »	5,3 »	3,8 »	3,3 »
7,3 »	5,3 »	3,6 »	3,2 »

Localité type: dans le Davo aux environs de Gagnoa.



FIG. 9.
Opercule de
Bithynia tournieri.

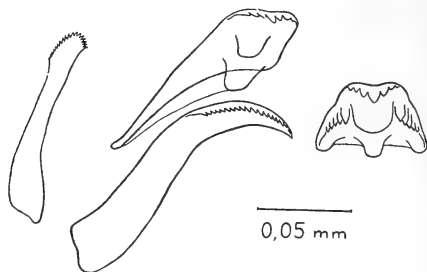


FIG. 10.
Radula de *Bithynia tournieri*.

MESOGASTROPODA CERITHIACEA

Fam. **Melaniidae**, sous-fam. **Melanatriinae**.

Genre **POTADOMA** Swainson.

Potadoma vogelii n. sp.

Coquille turriculée, légère, à tours bombés et à suture bien marquée. Chez les individus jeunes elle est anguleuse dans le prolongement de la suture, tandis que chez l'adulte le dernier tour est arrondi. Le sommet est érodé sur tous nos spécimens, mais le nombre total des tours doit être de 12 à 15. Couleur brun Isabelle mat lorsque la coquille est sèche; animal noir. Cordons spirals en relief, régulièrement espacés et apparaissant dès les premiers tours. Ces cordons sont généralement au nombre de 11 sur le dernier tour (rarement 10, quelquefois 12 ou 13), dont 6 au-dessus de la suture, visibles sur l'avant-dernier tour, séparés des cordons inférieurs par un espace plus grand dans le prolongement de la

suture. A la loupe on distingue les stries d'accroissement, très régulières (3 par mm.), qui sont surtout marquées dans les intervalles entre les cordons. Elles sont croisées par des lignes spirales onduleuses et très fines (28 par mm.).

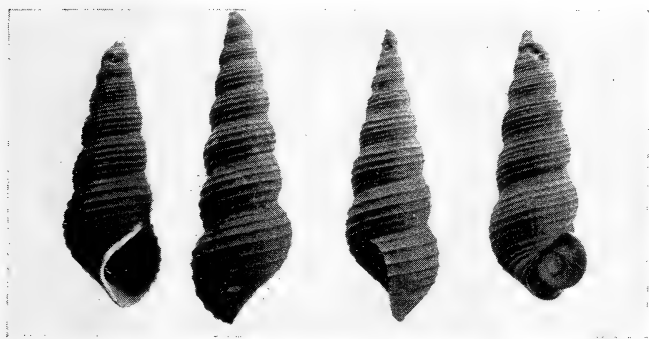


FIG. 11.

Potadoma vogelii. Grandeur naturelle.

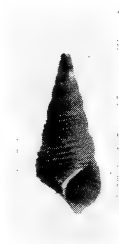


FIG. 12.

Potadoma vogelii,
individu
jeune.
Grandeur
naturelle.

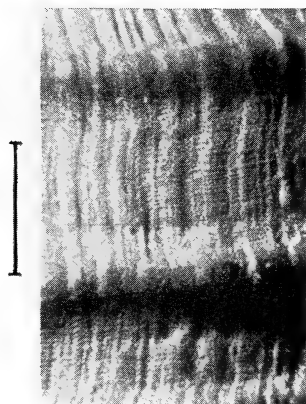


FIG. 13.

Surface de la coquille de *Potadoma vogelii*.
Le trait dans la marge représente 1 mm.

Ouverture ovale, à péristome non épaissi. Bord inférieur arrondi, à peine étiré en forme de gouttière. Bord latéral sinueux. L'intérieur

est blanc, les cordons en relief de la surface extérieure s'y marquent en creux.

Opercule faisant quatre tours, nucleus aux deux cinquièmes inférieurs.

Radula à dent centrale deux fois plus large que longue, portant une forte pointe médiane et 3 pointes de chaque côté. Dent latérale à forte pointe médiane, avec trois pointes du côté externe et 3 du côté interne, dont la plus médiane est forte. Dents marginales à 3 lobes arrondis.

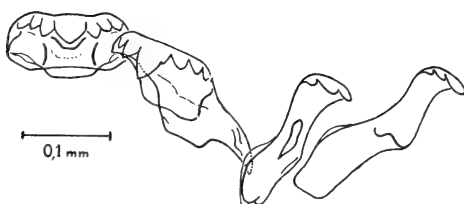


FIG. 14.

Radula de *Potadoma vogelii*.

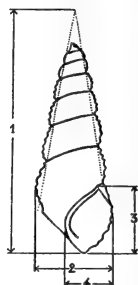


FIG. 15.

Mesures prises sur les coquilles érodées: 1 longueur totale, 2 largeur, 3 hauteur de l'ouverture, 4 largeur de l'ouverture.

Longueur totale *	Largeur	Hauteur de l'ouverture	Largeur de l'ouverture
44 mm.	12,7 mm.	11 mm.	7 mm.
43 »	12,8 »	11,7 »	7,6 »
39 »	12,5 »	11 »	8 »
38 »	12,5 »	11 »	8 »
39 »	12,1 »	10,3 »	7,6 »

Localité type: dans l'Agnéby à Agboville. Trouvée aussi dans le Davo aux environs de Gagnoa.

* Toutes ces coquilles ayant leur sommet érodé, la longueur totale est mesurée à partir d'un point correspondant autant que possible à la position de l'ancien sommet et trouvé en prolongeant les côtés de la spire (fig. 15), ce qui est praticable sur des coquilles à spire régulière. Cette mesure est forcément approximative mais a l'avantage de donner des dimensions comparables, tandis que la mesure de tronçons de coquilles incomplètes ne correspond à rien.

Potadoma rahmi n. sp.

Coquille épaisse, solide. Couleur brun jaunâtre ou verdâtre, animal gris. Tours plats, suture à peine marquée. Contour présentant un angle arrondi à la périphérie, dans le prolongement de la



FIG. 16.

Potadoma rahmi, grandeur naturelle.

suture. Sommet érodé, nombre total de tours probablement 8 à 10. La surface est lisse, d'un aspect soyeux à l'œil nu. Il y a 6 à 8 cordons spirales autour de la columelle, les plus inférieurs étant les mieux marqués. A la loupe on distingue de fines stries d'accroissement (20 par mm.) réunies en bourrelets de un tiers de millimètre

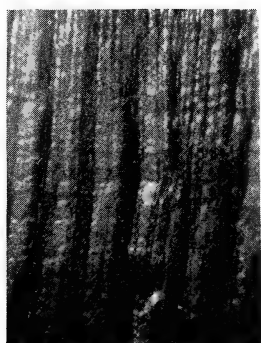


FIG. 17.

Surface de la coquille de *Potadoma rahmi*.
Le trait marginal représente 1 mm.

environ et coupées de stries spirales aussi fines mais irrégulières; il en résulte par places un aspect finement granuleux.

Ouverture allongée, occupant plus du tiers de la hauteur totale et deux fois plus haute que large. Péristome non épaissi, à bord inférieur étiré en gouttière. Bord latéral non sinueux, presque vertical. Cal blanc sans épaisseur, intérieur blanc.



FIG. 18.

Radula de *Potadoma rahmi*. La première dent marginale a été représentée dans deux positions différentes.

Opercule de trois tours, nucleus au quart postérieur.

Radula à dent centrale rectangulaire portant une grosse pointe médiane arrondie et 2 ou 3 pointes de chaque côté, la troisième peu distincte. Latérale à large pointe principale arrondie et 3 pointes du côté interne, dont la plus médiane est grande, et 3 du côté externe, la dernière mal détachée du bord. Les marginales sont trapues, portant 3 dents chacune dont les plus internes, sur la première, sont aiguës, les autres arrondies.

Longueur totale	Largeur	Hauteur de l'ouverture	Largeur de l'ouverture
40 mm.	16 mm.	16 mm.	10,5 mm.
36 »	17 »	17 »	10,7 »
36 »	16 »	16 »	9,7 »
36 »	16 »	15 »	9,5 »
40 »	18,5 »	19 »	11,4 »

Localité type: dans la Bia à Aboisso.

Ce sont surtout les dimensions de l'ouverture, haute et allongée, ainsi que la sculpture microscopique de la surface qui permettent de distinguer ce *Potadoma* des autres espèces à coquille apparemment lisse.

N^o 4. **Vera Bischler.** — Une forme particulière de surdi-mutité avec blépharophimose et dystopie des points lacrymaux inférieurs, synophris, albinisme partiel et hypoplasie du stroma irien (*Syndrome de Klein-Waardenburg*). Avec 6 figures dans le texte.

(Clinique ophtalmologique universitaire de Genève, Directeur: Professeur A. Franceschetti.)

*A mon cher maître, M. le professeur
Emile Guyénot, pour son 70^e anniversaire,
en témoignage de ma profonde gratitude.*

En août 1947 ¹, KLEIN présente à la Société suisse de Génétique une fillette de 10 ans atteinte d'un syndrome complexe, encore jamais décrit, associant à une surdi-mutité d'origine labyrinthique des malformations très diverses. La plus frappante est un albinisme partiel (leucisme) se manifestant par une dépigmentation presque totale de la peau à la partie supérieure du corps, alors que la moitié inférieure est marbrée de placards brunâtres de forme irrégulière. Les cheveux sont couleur de chanvre à l'exception d'une mèche rousse, les cils et sourcils complètement blancs, les iris d'un bleu métallique très particulier. L'enfant est atteinte d'autre part d'une dyscranie avec absence de l'angle naso-frontal (profil d'oiseau caractéristique), épaissement de l'os nasal, confluence des sourcils, palais ogival et implantation dentaire défectueuse. Il existe de plus un raccourcissement des fentes palpébrales, un déplacement vers l'extérieur des angles internes (blépharophimosis opéré à l'âge de 2 mois) et un déportement des points lacrymaux inférieurs vers le limbe de la cornée (syndrome de van der Hoeve-Halbertsma-Waardenburg). Enfin le tableau est encore compliqué de raideurs articulaires multiples avec amyoplasies des membres supérieurs (syndrome de Rocher-Sheldon), de dysplasies osseuses, d'une palmature thoraco-humérale et d'une syndactylie cutanée.

¹ Une monographie plus détaillée a paru en 1950.

En l'absence de consanguinité des parents et de toute manifestation de même ordre chez les autres membres de la famille, KLEIN admet que l'apparition de cet ensemble de dysmorphies tant ectodermiques que mésodermiques résulte soit d'une mutation d'un seul gène, soit plus probablement d'une mutation (aberration) chromosomique.

Cherchant à rattacher cette entité clinique nouvelle à des associations de caractères de type apparenté, l'auteur rappelle que dans diverses espèces animales certains sujets à pelage blanc et yeux bleus sont atteints de surdité. Il en est ainsi pour le chat blanc hétérochrome, habituellement sourd du côté de l'œil vairon. En pathologie humaine, des cas isolés ou familiaux d'albinisme partiel avec surdi-mutité ont été décrits par HAMMERSCHLAG (1905), VAN GILSE (1926) et MENDE (1934).

Dans un grand arbre généalogique d'albinisme, commencé par RIZZOLI en 1877 et complété par MAZZINI en 1924, on note l'apparition, à la sixième génération, de deux cousins germains sourds-muets. Enfin, en 1947, WALSH relate, dans son traité de neuro-ophtalmologie clinique, le cas d'un frère et d'une sœur alliant à une surdité une mèche blanche frontale, dont les photographies révèlent, en plus, l'existence d'une dystopie des points lacrymaux inférieurs avec blepharophimosis.

D'autre part, en décembre 1947, WAARDENBURG, de son côté, avait soumis à la Société d'Ophtalmologie d'Utrecht l'observation d'un sourd-muet de 72 ans atteint de la malformation des fentes palpébrales et des points lacrymaux déjà mentionnée plus haut, découverte par VAN DER HOEVE en 1916 chez deux jumelles sourdes-muettes et appelée par lui *elongatio canaliculorum inferiorum cum ankyloblepharon*, rebaptisée plus tard *dystopia lateroversa punctorum lacrimalium cum blepharophimosis* par WAARDENBURG lui-même. Les iris de couleur bleue montraient une atrophie péri-pupillaire très marquée, avec rigidité pupillaire apparemment conditionnée par une atteinte tant du sphincter que du dilatateur, la présence d'un glaucome compliquant du reste l'interprétation de ces lésions. Tout en envisageant la probabilité d'une origine génétique de ces trois anomalies, l'auteur n'exclut toutefois pas la possibilité de l'intervention, au cours de la vie embryonnaire, d'une cause nocive exogène.

Cependant, dans la discussion, GOEDBLOED déclarait avoir connaissance d'un cas tout à fait similaire.

Frappé par l'analogie des quatre cas hollandais et ayant vu d'autre part, à Genève, la malade de KLEIN et examiné les photographies dans le livre de WALSH, WAARDENBURG, afin d'exclure une coïncidence fortuite des anomalies, décide d'entreprendre une vaste étude, portant sur tous les sourds-muets hospitalisés dans les quatre grands asiles de son pays.

Les résultats de ces recherches, communiqués brièvement au Congrès international de Londres (1950), ont été exposés en détail en 1951.

L'examen de 840 malades a permis à l'auteur d'établir l'existence d'un syndrome héréditaire, présent chez 14 d'entre eux, formé par l'association des six caractères suivants :

- 1° déplacement latéral des angles internes (sans déplacement des angles externes) avec dystopie des points lacrymaux et blépharophimosis;
- 2° proéminence et élargissement de la racine du nez;
- 3° hyperplasie des sourcils avec confluence médiane;
- 4° mèche blanche frontale;
- 5° hétérochromie partielle ou totale des iris;
- 6° surdi-mutité ou surdité congénitale incomplète.

Sur 14 cas princeps, 5 étaient, semble-t-il, des cas sporadiques que l'auteur assimile à des mutations. Des arbres généalogiques, parfois très importants, purent être établis pour les 9 autres familles (dont celle des jumelles de VAN DER HOEVE), le nombre total des membres étant de 170. L'hérédité est dominante, il y a 87 atteints pour 83 normaux. Cependant, deux malades seulement présentaient le syndrome au complet. En effet, la pénétrance diffère pour chacune des anomalies: sous déduction des cas princeps, elle est de 99% pour la malformation palpébrale, de 78% pour la proéminence de la racine du nez, de 45% pour la confluence des sourcils, de 25% pour l'hétérochromie, de 20% pour la surdité et de 17% pour l'albinisme circonscrit. C'est donc sous forme de dystopie des angles internes avec élongation des canalicules inférieurs que le syndrome se manifeste le plus fréquemment.

L'hétérochromie peut porter sur l'iris tout entier (29 cas) ou n'en toucher qu'un secteur (4 cas) ou encore n'atteindre que sa

périphérie (2 malades). La couleur de l'œil hétérochrome est pratiquement toujours bleue (bleu clair, bleu blanchâtre, bleu vif). Dans plusieurs des cas, le stroma de l'iris le plus clair était en outre très hypoplasique. Or, comme cette même hypoplasie se retrouve chez plusieurs sujets ayant des yeux bleus (bleu blanchâtre ou bleu vif) homochromes, il semble logique de voir là une expressivité bilatérale du facteur conditionnant ailleurs une hétérochromie seulement (cette interprétation nous paraît d'autant plus légitime que la surdit  aussi  tait unilat rale dans deux des cas et que m me la dystopie des angles internes peut n'int resser que l'un des c t s (not    deux reprises). Si l'on admet cette fa on de voir, le nombre de malades pr sentant le syndrome complet est plus  lev .

Quant au cas de KLEIN, il semble repr senter, comme le pense aussi WAARDENBURG, la forme homozygote, extensive du syndrome.

Cependant, le fait capital ressortant de ces recherches, c'est la preuve, apport e par WAARDENBURG, de l'existence d'une nouvelle forme de surdit  cong nitale,   dominance irr guli re, facilement reconnaissable gr ce aux sympt mes associ s et comprenant, en Hollande, le 1,43% de tous les sourds-muets (14 cas princeps, mais un total de 39 sourds-muets selon les arbres g n alogiques).

Il est v ritablement  tonnant qu'un type clinique si bien caract ris , aussi fr quent et s'accompagnant d'une infirmit  grave, soit rest  m connu si longtemps.

Aucun cas n'a d'ailleurs  t  signal  depuis cette monographie, hormis celui, tout   fait superposable, d'un chien basset relat  par SORSBY (surdit , fentes palp brales obliques, pelage tachet , iris d color , microphthalmie).

Nous pouvons rapporter ici deux observations nouvelles, tout   fait typiques.

Cas 1. D., Jean-Pierre, 1935 (fig. 1, 2, 3); III/2 de l'arbre g n alogique (fig. 4). Pol. n  4912/55.

Notre premier malade est un jeune homme de 20 ans,  l ve de l'Institution nationale des sourds-muets de Chamb ry. Intelligent et bien constitu  (il est champion sportif des sourds-muets de France), il n'en pr sente pas moins un aspect bien particulier.

Une m che blanche frontale, implant e dans un secteur de cuir chevelu d pigment , tranche nettement sur sa chevelure noire

(fig. 1). Les sourcils, très fournis et confluent sur le dos du nez, présentent également, du côté gauche, une zone de canitie (fig. 2), il n'existe, de plus, un cil blanc unique et quelques taches



FIG. 1.

Cas I. D., Jean-Pierre, 1935, 20 ans (Pol. n° 4912/55).

Surdi-mutité, mèche blanche, quelques taches décolorées au niveau du front, quelques poils blancs dans le sourcil gauche, blépharophimose avec dystopie des points lacrymaux inférieurs, sourcils confluent, yeux d'un bleu intense.

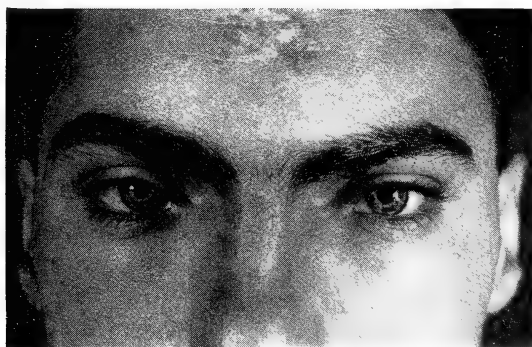


FIG. 2.

Région oculaire du même malade, montrant bien la blépharophimose et la confluence des sourcils.

blanches sur le front. L'angle naso-frontal est aboli par l'élargissement et l'élévation de la base du nez (fig. 3). Les fentes palpébrales, un peu obliques vers en haut et en dehors, sont nettement raccourcies. L'angle palpébral interne ainsi que les points lacrymaux infé-

rieurs sont fortement déplacés en dehors (*dislocatio lateroversa canthi medialis et punctorum lacrimalium cum blepharophimosis*), ainsi qu'il ressort des mensurations suivantes :

Distance des deux angles internes: 45 mm. (Ls = 36 mm.)¹

Distance des deux angles externes: 92 mm. (Ls = 90 mm.)

Distance entre les deux points lacrymaux inférieurs: 56 mm.
(Ls = 46 mm.)

Distance entre les deux points lacrymaux supérieurs: 49 mm.



FIG. 3.

Même malade de profil. Absence de l'angle naso-frontal.

Les iris sont homochromes, d'un bleu intense, ne trouvant pas d'homologue dans les échelles chromatiques standard (Martin). Cette nuance particulière est due à une hypoplasie, surtout marquée à la périphérie, du stroma irien, laissant transparaître l'épithélium fortement pigmenté.

On note de plus une implantation irrégulière de la rangée supérieure des dents, sans palais ogival.

L'examen de la famille du malade (voir arbre généalogique, fig. 4) a permis de recueillir des données intéressantes. Issu d'un premier mariage de sa mère, il a un frère aîné (III/1) et trois demi-sœurs cadettes (III/3-5), nées du second mariage. Aucun cas de surdité

¹ Les valeurs standard sont tirées de la thèse de P. JÖHR (*J. Génét. hum.*, 2, 247-282, 1953). *m* = valeur moyenne; Ls = limite fiduciaire supérieure normale (95%).

ou d'albinisme partiel n'est connu dans la famille. Selon les dires de la mère, qui est elle-même tout à fait normale, le père (II/1) n'aurait présenté aucune des altérations entrant ici en ligne de compte. On ne remarque pas non plus d'anomalies sur les photographies du frère, qui a les yeux foncés. Par contre, deux des demi-sœurs (III/3 et 5) sont atteintes de la dystrophie, qui s'exprime chez elles sous la forme de la malformation palpébrale, le stigmate le plus fréquent.

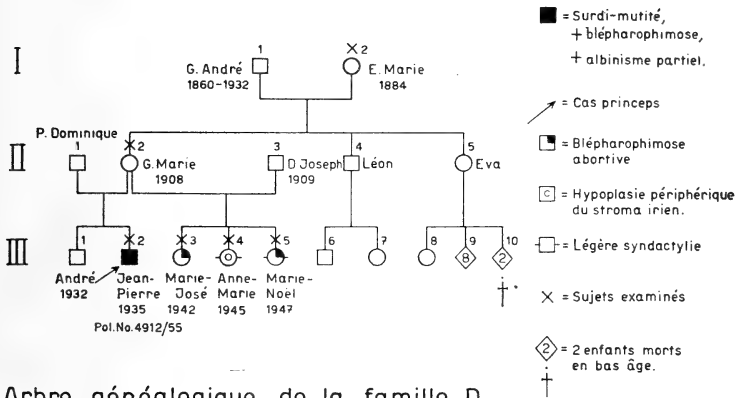


FIG. 4.

Arbre généalogique de la famille D.

L'aînée des fillettes (III/3), âgée de 13 ans, a les cheveux blond foncé et les yeux bruns comme sa mère. La racine du nez est légèrement élargie. La distance des angles internes des paupières est de 33 mm. ($m = 31$ mm.), celle des angles externes est de 87 mm. ($m = 82$ mm., $Ls = 89$ mm.). La distance des points lacrymaux inférieurs est de 46 mm. ($m = 40$ mm., $Ls = 45$ mm.), la distance interpupillaire de 58 mm. La deuxième fillette (III/4), âgée de 10 ans, est exempte de l'anomalie. Cependant, elle présente, dans la zone périphérique de ses iris bruns, un liseré de couleur bleu verdâtre, qui provient probablement d'une légère hypoplasie du stroma irien. La troisième (III/5), âgée de 8 ans, a les cheveux et les iris de même couleur que la sœur aînée. La malformation est ici un peu plus accentuée, l'écartement des angles internes étant de 36 mm. ($m = 30$ mm., $Ls = 35$ mm.), des

angles externes de 81 mm. ($m = 80$ mm., $Ls = 87$ mm.), des points lacrymaux inférieurs de 44 mm. ($m = 38$ mm., $Ls = 43$ mm.), des points lacrymaux supérieurs de 38 mm. Distance interpupillaire = 53 mm. La mère nous apprend que, lorsque l'enfant était plus petite, le blanc de l'œil n'était presque pas visible du côté nasal.

Relevons encore que toutes les trois sœurs présentent une syndactylie de degré léger, malformation qui se retrouve, beaucoup plus prononcée, dans le cas original de KLEIN.

L'atteinte de trois enfants sur cinq, de deux pères différents, montre, sans doute possible, que la transmission du syndrome s'est faite par la mère, elle-même en apparence indemne. Tout en apportant une preuve de plus de la dominance et de la variabilité de pénétrance de la maladie, cette observation démontre que, dans les cas en apparence sporadiques, il ne s'agit pas nécessairement d'une mutation du sujet lui-même.

Cas 2. Va., Jacques, 1948 (fig. 5); V/4 de l'arbre généalogique fig. 6). Pol. n° 5729/55.

Quant à notre second malade, pensionnaire depuis peu à la même institution, il nous a été signalé spontanément par la directrice de l'infirmerie, à cause de sa ressemblance frappante avec le premier. Il s'agit d'un garçonnet de 6 ans, à cheveux châtons, sans mèche blanche, à sourcils épais confluent, dont les yeux sont du même bleu que dans le cas précédent, l'iris gauche étant toutefois bicolore du fait d'une mélanose surimposée à sa moitié inférieure. La forme des fentes palpébrales, ainsi que l'emplacement des points lacrymaux inférieurs sont également tout à fait similaires.

La distance des angles internes est de 41 mm. ($m = 30$, $Ls = 34$), celle des angles externes de 82 mm. ($m = 79$, $Ls = 86$), alors que les points lacrymaux inférieurs sont distants de 46 mm. ($m = 36$, $Ls = 43$) et les supérieurs de 40 mm. L'espace intercornéen mesurant 45 mm., le secteur scléral interne est ainsi presque complètement masqué par la blépharophimose.

Le palais est ogival, les dents inférieures hypoplasiques et espacées. Le nez petit et droit par l'absence d'ensellure à sa base confère au petit malade un profil de type grec.



FIG. 5.

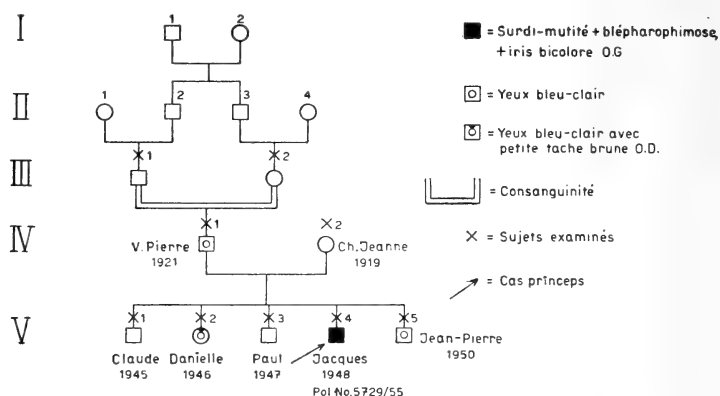
Cas 2. Va., Jacques, 1948, 6 ans et demi (Pol. n° 5729/55).

Surdi-mutité, blépharophimose avec dystopie des points lacrymaux inférieurs, sourcils confluents, oreilles décollées, prognathisme inférieur, yeux bleu gentiane. « Air de famille » avec le cas 1.

Examen de la famille (fig. 6). — Les grands-parents paternels, les parents, les trois frères et la sœur de l'enfant sont tout à fait normaux. De plus, personne dans la famille n'aurait jamais présenté de surdité, d'albinisme ou de malformation palpébrale. Relevons cependant, à défaut d'autre indice, que le père (IV/1), issu d'un mariage entre cousins germains, a des sourcils fortement développés, confluant à la racine du nez, et des yeux d'un bleu très clair, du type récessif, couleur qu'il semblerait d'ailleurs tenir de sa grand'mère et qu'il a transmise à son fils cadet (V/5), âgé de 5 ans, ainsi qu'à sa fille (V/2), dont l'iris droit présente à midi un secteur brun clair triangulaire. (La mère, ainsi que les deux autres fils, ont les yeux marrons.)

Bien que le nombre très limité de nos cas ne justifie aucune déduction statistique, il est intéressant de noter que le chiffre de 2 sur 140 élèves correspond approximativement au pourcentage établi par WAARDENBURG en Hollande (1,43%).

Relevons encore qu'à l'occasion de notre visite à l'Institut des sourds-muets, on nous a signalé le passage, peu de jours auparavant, d'un troisième malade, tout à fait semblable, mais que nous n'avons pas vu.



Arbre généalogique de la famille Va, de Baix (Ardèche).

FIG. 6.

Arbre généalogique de la famille Va.

Nul doute que la casuistique ne s'enrichisse encore beaucoup dans un prochain avenir.

Etant donné la propension des sourds-muets à s'unir entre eux, le dépistage des cas présente en outre un intérêt pratique certain du point de vue du pronostic héréditaire.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Description de deux cas de surdi-mutité avec blépharophimosis, dystopie des points lacrymaux inférieurs, synophris et iris d'un bleu intense (hypoplasie du stroma). Dans le premier, il existait en outre un albinisme partiel (mèche blanche frontale et canitie partielle d'un sourcil, etc.). Deux de ses demi-sœurs présentent également une légère blépharophimose avec dystopie des points lacrymaux, ce qui parle en faveur d'un gène à pénétrance et expressivité très variables. Le père du deuxième malade, issu d'un mariage

consanguin, a un synophris bien marqué et des yeux d'un bleu très clair.

L'ensemble des symptômes présents dans ces deux cas correspond au syndrome décrit par KLEIN, puis par WAARDENBURG. Son importance réside dans le fait qu'il permet de distinguer une forme spéciale de surdi-mutité avec transmission dominante irrégulière, facilement décelable grâce aux symptômes associés mentionnés ci-dessus. Ceux-ci pouvant être plus ou moins frustes ou abortifs, il est indiqué, dans chaque cas de surdi-mutité, de les rechercher avec soin et d'examiner également la famille.

BIBLIOGRAPHIE

- GOEDBLOED. 1948. Discussion de la communication WAARDENBURG.
HAMMERSCHLAG, V. 1907. Ztschr. Ohrenh. 54: 18-36.
KLEIN, D. 1947. Arch. Julius Klaus-Stiftg. 22: 336-342.
— 1950. Helvet. Pead. Acta 5: 38-58.
MAZZINI, G. 1924. Riv. biol. 6: 413-439.
MENDE, I. 1926. Arch. Kinderh. 79: 214-222.
RIZZOLI. 1877. Nota Boll. Soc. med. chir. Bologna, 23, sez. V.
SORSBY, A. 1953. *Clinical Genetics*. Butterworth a. Co., London, 1953, p. 134.
VAN GILSE, P. H. G. 1926. Ned. Tijdschr. Geneesk. 70 (2): 479-480.
VAN DER HOEVE, J. 1913. Klin. Mbl. Augenh. 51: 461-470.
WAARDENBURG, P. J. 1948. Ned. Tijdschr. Geneesk. 92: 3463-3465.
— 1951a. *XVI Concilium Ophthalmologicum Acta*. Vol. I: 479-483. Londres. Brit. Med. Ass.
— 1951b. Amer. J. Hum. Genetics 3: 195-253.
WALSH, F. B. 1947. *Clinical Neuro-Ophthalmology*. Williams & Wilkins, Baltimore, p. 492 (fig. 176 B).
-

N° 5. **D. Bovet, F. Bovet-Nitti, G. P. Cantore, G. C. Casinovi, V. G. Longo, G. B. Marini-Bettolo, L. Renzi et E. F. Rogers.** — Sur un nouveau principe contracturant isolé de la Méduse *Rhizostoma pulmo* L.
(Avec 2 figures dans le texte.)

(Roma — Istituto Superiore di Sanità — Laboratorio di Chimica Terapeutica.)

A notre maître le professeur Guyénot en témoignage d'admiration et de reconnaissante amitié.

F. BOVET-NITTI ET D. BOVET.

L'une des caractéristiques les plus intéressantes des Méduses comme aussi d'autres animaux marins (Actinies, Ascidies, etc.) est celle de sécréter, dans des conditions données, une substance urticante et même légèrement paralysante qui est utilisée par l'animal dans un but de défense ou alors pour immobiliser sa proie.

Malgré l'intérêt rattaché à l'étude de ces substances, les recherches chimiques ou biologiques poursuivies jusqu'à ce jour ne sont guère nombreuses.

DUJARRIC DE LA RIVIÈRE en 1915 a isolé de la méduse *Rhizostoma cuvieri* de la Manche une substance qu'il a dénommée méduso-congestine et qu'il a obtenu par simple précipitation par l'alcool de l'extrait aqueux de l'animal entier. Cette substance serait douée de propriétés toxiques et irritantes marquées. Successivement MOHR (1947) en étudiant une méduse de la mer du Nord, la *Cynea capillata*, arrivait à isoler de l'oxyde de triméthylammonium.

Dans le but d'éclaircir aussi bien la nature chimique que les propriétés pharmacologiques du principe actif des méduses, nous avons nous-mêmes été amenés à reprendre l'étude de ces substances qui pour leurs propriétés paralysantes, rentraient dans l'ensemble des recherches effectuées par notre laboratoire sur les curares naturels d'origine végétale et sur les curarisants de synthèse. (BOVET & BOVET-NITTI, 1949.)

Nos recherches ont porté sur l'une des espèces de méduse les plus communes de la Méditerranée, le *Rhizostoma pulmo* du sous-ordre des Rhizostomacées, dans l'ordre des Discoméduses.

Le matériel a été récolté dans la mer Tyrrénienne, sur la côte toscane (Orbetello) au cours des années 1952-1954, aux mois de juillet et d'août.

Dans chaque campagne, 250 à 300 kg. de méduses ont été récoltées et conservées dans des cuves de verre où elles ont été congelées sur place et conservées jusqu'au moment de l'extraction en vue d'éviter les phénomènes d'autolyse et de putréfaction.

Une étude préliminaire, réalisée au laboratoire, a permis de fixer les conditions d'une extraction semi-industrielle sur l'échelle de plusieurs centaines de litres.

A partir du produit de congélation de *Rhizostoma pulmo* on a obtenu par homogénéisation un liquide visqueux d'une couleur gris bleuté, contenant environ 90% d'eau (déterminé par lyophilisation).

Dans ce liquide l'on peut distinguer 4 fractions principales:

- 1) une substance à poids moléculaire élevé, probablement une protéine (muco-protéine) facilement précipitable,
- 2) des sels inorganiques,
- 3) un groupe de produits que l'on extrait facilement par le butanol,
- 4) un groupe de produits difficilement solubles dans le butanol (oxyde de triméthylammonium).

La séparation de ces diverses fractions s'effectue par précipitation et par extraction au moyen de différents solvants organiques.

Afin d'arriver à concentrer et à isoler le produit actif, chaque séparation a été suivie par un essai pharmacologique destiné à déceler l'activité des différentes fractions.

Si l'on ajoute à l'homogénéisat de méduse de 2,5 à 3 volumes d'acétone, l'on obtient un précipité qui représente environ 0,8 à 1% en poids sec du volume initial. Ce précipité est probablement une protéine dénaturée. La phase aqueuse, débarrassée de l'acétone par distillation sous pression réduite est alors soumise à une série d'extractions successives par le butanol.

La fraction de butanol saturée d'eau, débarrassée du butanol par distillation dans le vide, abandonne des sels minéraux (chlorure de sodium). Après avoir évaporé à sec on reprend à plusieurs reprises une extraction par le butanol.

Le résidu est constitué alors principalement par un sel organique identifié comme oxyde de triméthylammonium, qui se trouve dans la proportion de 0,7 g. par kilo d'homogénéisat.

Débarrassé de l'oxyde de triméthylammonium et des sels minéraux, l'extrait par le butanol est distribué entre butanol et eau (counter-current distribution). L'on obtient ainsi un produit d'un aspect gras et cireux, à partir duquel on peut séparer, par des extractions successives par l'eau, une substance hydrosoluble très active sur la préparation de l'intestin isolé du lapin (fraction 73). Le résidu renferme une forte proportion de lipides.

Bien que l'activité du produit initial puisse être en grande partie retrouvée dans le produit final de l'extraction, le rendement en fraction 73 est très bas, et atteint pour 300 kg., environ 1,5 g.

Les plus grandes difficultés ont été rencontrées au cours de la dernière phase de l'extraction, dans la séparation de la fraction 73 à partir des lipides.

Des essais de stabilité de la fraction active 73 ont été effectuées à différents pH et à différentes températures pendant 24 heures. L'activité subsiste après exposition à une température de 0°, 18° et 37° à pH 1, 4,5, 7 et 12 pendant 24 heures; ou encore après chauffage à 100° pendant une heure à pH 4,5, 7 et 12. L'activité disparaît après chauffage à 100° pendant une heure à pH 1 ce qui paraît indiquer une scission du type hydrolytique.

La fraction active 73 n'apparaît pas comme homogène si on la soumet à des fractionnements par chromatographie et électrophorèse sur papier. Si l'on effectue en effet l'électrophorèse sur papier dans l'acide acétique à 25% et que l'on examine ensuite l'électrophérogramme soit par des réactifs spécifiques soit en testant l'activité, l'on observe une série de bandes qui ont migré vers la cathode et qui paraissent principalement constituées par des acides aminés. Aux environs de la tache d'origine persistent des substances fluorescentes et une substance qui absorbe fortement la lumière ultra-violette filtrée (fig. 1).

Les essais pharmacologiques permettent de confirmer que la substance active ne s'est pas sensiblement déplacée sous l'influence du champ électrique. Par élution au point d'origine de l'électrophérogramme l'on peut séparer la thymine et l'uracile à l'état cristallin; la chromatographie sur papier permet également d'iden-

tifier la xanthine et l'hypoxanthine auxquelles l'on peut attribuer l'absorption de la lumière ultra-violette.

Quant à la substance pharmacologiquement active contenue dans la fraction 73, il est possible de l'obtenir, débarrassée des bases puriques et pyrimidiniques au moyen de la chromatographie de bande, en utilisant la morpholine-butanol comme solvant.

Le produit d'élu­tion de la bande est extrait par le méthanol et évaporé dans le vide. La substance apparaît comme un composé oléeux très visqueux, soluble dans l'eau, et qui cristallise avec une grande difficulté. Soumise à différents essais sur papier par des

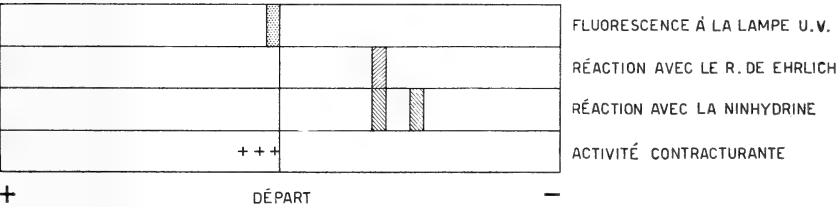


FIG. 1.
Electrophérogramme de la fraction 73.
(Acide acétique 25%; 8 V/cm; 1 h.)

réactifs spécifiques, elle fournit une réaction colorée légèrement positive par la ninhydrine. La chromatographie par différents solvants prouve qu'il s'agit d'une substance unique, que nous proposons de désigner sous le nom de rhizostomine.

L'hydrolyse de la rhizostomine par l'acide chlorhydrique N/6 et la chromatographie successive de l'hydrolysats qui met en évidence 6 acides aminés rend probable une structure polypeptidique.

Les essais pharmacologiques effectués au cours des phases d'extraction se sont révélés fort utiles pour préciser et pour localiser les substances actives au cours des différents traitements. Les extractions successives ont permis de séparer les trois activités: toxique, relâchante et contracturante.

1) L'action toxique qui se manifeste chez la souris par des symptômes dépressifs allant jusqu'à la mort par paralysie respiratoire à la suite de l'injection de 0,8 à 1 cm³ d'extrait total par 20 gr. d'animal, est essentiellement due à la fraction protéique de

l'extrait. Nos observations sur ce point confirment les données de DUJARRIC DE LA RIVIÈRE. Les propriétés toxiques de l'extrait brut qu'il a désigné sous le nom de méduso-congestine semblent être dues à la protéine que l'on retrouve à l'état colloïdal dans le jus de méduse, ainsi qu'en témoignent les essais que nous avons nous-mêmes effectués.

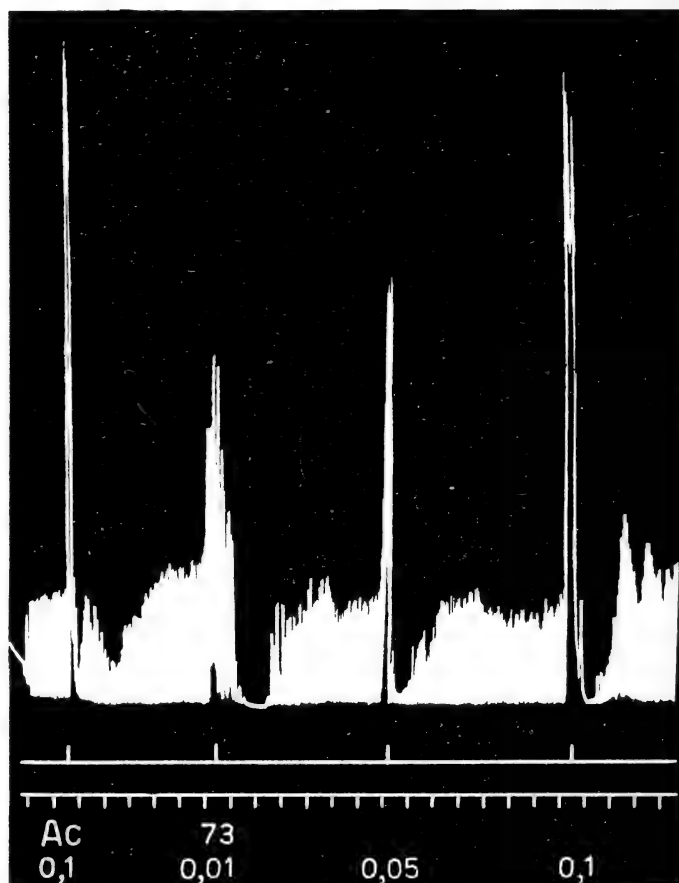
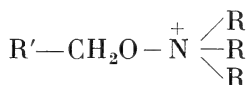


FIG. 2.

Action contracturante de la fraction 73 sur la préparation de l'intestin grêle isolé de lapin selon MAGNUS.

Effet de l'addition de doses croissantes du produit; comparaison avec le chlorure d'acétylcholine (Ac). Doses en mg/l; solution de tyrode à 38°; O₂. Temps en minutes.

2) Une double action, contracturante à petites doses (0,1 cm³ dans un bain contenant 30 cm³ de liquide) et relâchante à des doses élevées (1 cm³) qui peut facilement être observée sur l'intestin isolé de lapin dans du tyrode oxygéné à 38°. Les propriétés paralysantes sont dues à la présence de l'oxyde de triméthylammonium, dont on connaît la faible action curarisante, rapportée pour la première fois par ING (1931), et plus récemment par ROGERS, BOVET, LONGO & MARINI-BETTOLO (1953), LONGO & BOVET-NITTI (1954) et PALAZZO, ROGERS & MARINI-BETTOLO (1954) qui ont décrit la préparation et l'action d'une série homogène de dérivés contenant la fonction

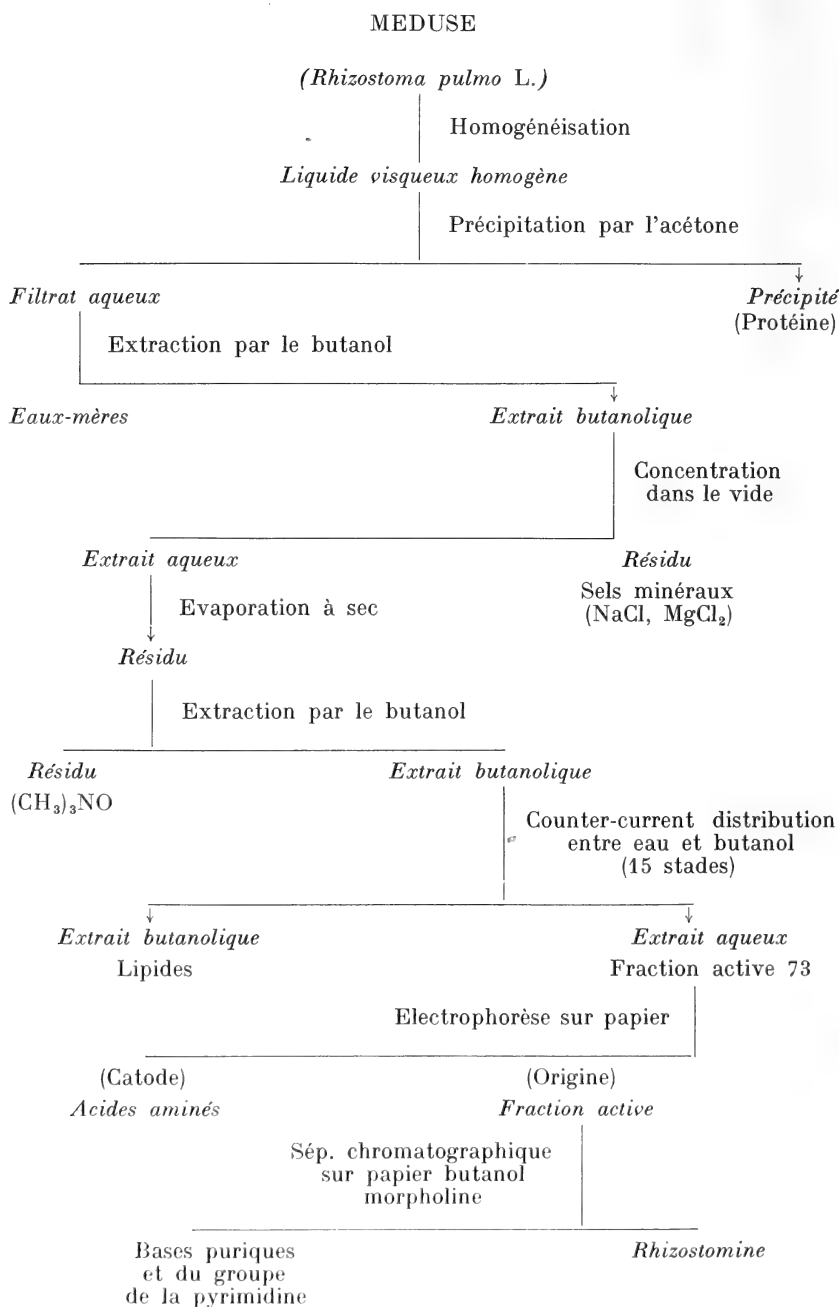


3) L'activité contracturante de l'homogénéisat se retrouve entièrement dans la fraction 73, qui provoque la contraction de l'intestin isolé du lapin à la dilution de 1/10.000.000 (0,1 mg./l) (fig. 2) et dans la rhizostomine active à la dilution de 1/100.000.000 (0,01 mg./l). La structure de la rhizostomine correspond vraisemblablement à celle d'un polypeptide dont la structure est actuellement à l'étude.

Il est intéressant de noter l'activité de ce polypeptide qui par ses propriétés peut être rapprochée de certaines substances d'origine animale extrêmement actives telles que la substance P de EULER & GADDUM (1931) étudiée récemment par VOGT (1949, 1950) et par PERNOW (1953) et extraite du cerveau et la bradykinine de Rocha et Silva que l'on extrait du sérum traité par certains venins de serpents et les enzymes triptyques.

Ces deux substances, dont la structure n'a pas encore été élucidée, témoignent d'une action contracturante analogue à celle de la substance active de la méduse.

L'étude de la rhizostomine revêt un intérêt particulier en raison des propriétés pharmacologiques particulièrement intenses qu'elle manifeste et du fait que sa structure polypeptidique permet de la rapprocher d'autres molécules douées d'une activité biologique marquée, et en particulier de l'ocytocine, de l'hypertensine et de la vasopressine.



BIBLIOGRAPHIE

- BOVET, D. & F. BOVET-NITTI. 1949. Rend. Ist. sup. Sanità 12: 3.
 DUJARRIC DE LA RIVIÈRE, R. 1915. C. R. Soc. Biol. 78: 596.
 EULER, U. S. v. & J. H. GADDUM. 1931. J. Physiol. 72: 74.
 ING, H. R. & W. M. WRIGHT. 1931. Proc. Roy. Soc. 109 B: 337.
 LONGO, V. G. & F. BOVET-NITTI. 1954. Rend. Ist. sup. Sanità 17: 1097.
 MOHR, M. 1937. Z. Biol. 98: 120.
 PALAZZO, G., E. F. ROGERS & G. B. MARINI-BETTOLO. 1954. Chim. Ital. 84: 915.
 PERNOW, B. 1953. Acta Physiol. Scand. 29 suppl.: 105.
 PHISALIX, M. 1922. *Animaux venimeux et venins*. Paris.
 ROGERS, E. F., D. BOVET, V. G. LONGO & G. B. MARINI-BETTOLO. 1953. *Experientia* 9: 260.
 VOGT, W. 1949, 1950. Arch. exp. Path. Pharmacol. 206: 1; 210: 31.

N° 6. **E. Dottrens.** — Acclimatation et hybridation de Corégones. Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte.

(Muséum d'Histoire naturelle, Genève.)

Hommage au professeur E. Guyénot, à l'occasion de son 70^e anniversaire, en témoignage de ma profonde gratitude.

1. LE CAS DU LAC D'ANNECY.

Dans une note récente, nous avons montré (J. ROLLEY et E. DOTTRENS 1955) que l'acclimatation des Corégones dans le lac d'Annecy est un fait acquis. Il résulte de cette étude que plusieurs formes ont été introduites dans le lac en question, ce sont:

Avant 1900 (en 1888) environ 3.300 alevins d'un Corégon du lac de Constance qui était peut-être le Blaufelchen, qui s'est établi, mais qui resta toujours peu abondant.

Entre 1905 et 1912, 25.000 œufs et 125.000 alevins de Lavaret du lac du Bourget et, vers la même époque, soit de 1908 à 1911, quelque 100.000 œufs et 50.000 alevins provenant de Thonon, lac Léman, et qui étaient peut-être de la Gravenche (*Coregonus hiemalis* Jur.) au moins en partie.

De 1921 à 1925, environ 650.000 alevins provenant de Thonon, mais d'origine incertaine, c'étaient très probablement des Lavarets du lac du Bourget.

Notons qu'en 1928, LE ROUX déclare avoir acquis la certitude que ce qu'il appelle « la soi-disant Féra d'Annecy » n'était autre que le *Coregonus Schinzi helveticus* = *alpinus* Fat., le Corégone du lac de Constance. Il ne précise pas la raison qui lui fait attribuer à cette espèce les alevins immergés en 1888 sauf le fait qu'ils provenaient effectivement du lac de Constance. Nous reparlerons un peu plus loin du degré de confiance qu'on peut accorder aux livraisons faites par la pisciculture de Huningue à qui ce matériel fut commandé. La détermination faite par LE ROUX en 1928 n'emporte pas la conviction, il n'a pas considéré les branchiospines et il semble ignorer les immersions faites dans le lac entre 1921 et 1925. En revanche il cite la date de 1892 pour des immersions de Lavaret dont J. ROLLEY n'a pas retrouvé trace à l'inspection d'Annecy.

En 1934, 125.000 alevins de Corégone acclimaté au Léman (Palée du lac de Neuchâtel donc) sont encore introduits et enfin en 1953 600.000 alevins du lac du Bourget.

Dès 1936, les Corégones acclimatés sont assez nombreux sur les frayères pour que la pêche des reproducteurs sur place fournisse en moyenne 800.000 alevins par an, le rendement ayant augmenté progressivement jusqu'à atteindre au début de cette année (1955) l'étonnant record de 5,4 millions.

Mon propos était de vérifier si le peuplement actuel du lac d'Annecy était encore analysable, si les contingents introduits avaient conservé leurs caractères distinctifs ou si au contraire un mélange s'était produit.

Le chef de district ROYER se chargea de récolter selon mes indications les premiers arcs branchiaux sur un grand nombre d'individus pendant une année. Il l'a fait parfaitement et je l'en remercie. Les arcs branchiaux ont été prélevés de décembre 1953 à novembre 1954 sur des Corégones capturés en des points du lac aussi variés que possible, au hasard des pêches. On peut admettre qu'ils fournissent, pour le caractère des branchiospines — le seul valable pour ce genre de recherches comme l'a montré SVÄRDSON — une image fidèle de la population actuelle du lac. Il va sans dire que les contingents de Lavaret introduits à l'état d'alevins en 1953 ne sont pas représentés dans ces pêches, ce n'est qu'ultérieurement qu'on pourra savoir comment ils se comportent et par conséquent comment ils s'intégreront.

Le tableau 1 fournit les résultats de cette analyse.

TABLEAU 1.

Nombre de branchiospines du premier arc branchial chez les Corégones
pêchés au lac d'Annecy.

Nombre de branchiospines																Repères et profondeurs							
20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	
																							Veyrier 3 m.
																							Menthon 3 m.
																							Saint-Jorioz 4 m.
																							Anney-le-vieux . . . 5 m.
																							Sevrier 4 m.
																							Anney-le-vieux . . . 4 m.
																							milieu Petit Lac . . 7 m.
																							Angon-La Thuile . . 7 m.
																							Menthon 7 m.
																							Anfon-Sevrier . . . 25 m.
																							Landon 14 m.
																							Balmette 6 m.
																							milieu Grand Lac . 42 m.
																							milieu Grand Lac . 42 m.
																							Saint-Jorioz . . . 14 m.
																							Châtillon-Anfon . 48 m.
																							Angon 10 m.
																							Veyrier-Menthon . 18 m.
																							Mal-Tournée . . . 15 m.
																							Roc de Chère . . . 10 m.
																							Landon 10 m.
																							Grand-Perthus . . 10 m.
																							Duingt 12 m.
																							Digue à Caille . . 15 m.
																							Côte de Lettraz . 15 m.
																							Sevrier 12 m.
																							Saint-Jorioz . . . 12 m.
																							Lettraz-de-Sevri . 10 m.

Veyrier 3 m.
Menthon 3 m.
Saint-Jorioz 4 m.
Annecy-le-vieux 5 m.
Sevrier 4 m.
Annecy-le-vieux 4 m.

milieu Petit Lac 7 m.
Angon-La Thuile 7 m.
Menthon 7 m.
Anfon-Sevrier 25 m.
Landon 11 m.
Balmette 6 m.
milieu Grand Lac 12 m.
milieu Grand Lac 12 m.
Saint-Jorioz 14 m.
Châtillon-Anfon 18 m.
Angon 10 m.
Veyrier-Menthon 18 m.
Mal-Tournée 15 m.
Roc de Chère 10 m.
Landon 10 m.
Grand-Perthus 10 m.
Duingt 12 m.
Digue à Caille 15 m.
Côte de Lettraz 15 m.
Sevrier 12 m.
Saint-Jorioz 12 m.
Lettraz-de-Sevri 10 m.

Le mélange intime des formes introduites ne paraît pas discutable. Tout au plus les poissons en fraie le 21 décembre près d'Annecy-le-Vieux se singularisent-ils par un nombre de branchiospines inférieur en moyenne, égal à 28,5 contre 31,4 pour l'ensemble des individus en fraie.

Les souches qui ont apparemment le plus de chances d'avoir contribué au peuplement actuel sont le Lavaret surtout, moyenne 38 branchiospines et le Corégone du Léman, la Palée donc, avec 27 br. Comme les premières tentatives ont partiellement réussi, il faut encore mettre en cause la Gravenche, moyenne environ 29 et le Blaufelchen, moyenne 36,4 (à moins que l'essai de 1888 ait été fait avec *Cor. schinzi*, moyenne environ 24 !).

Les individus de la fraie du 21 décembre seront peut-être considérés par certains comme un contingent issu directement de l'ancienne forme du Léman, la Gravenche; cette interprétation me paraît improbable, tous les autres lots témoignant d'un mélange intime, d'autant plus que les alevins immergés de 1908 à 1911 qui seuls pourraient avoir cette origine n'ont eu aucune influence apparente sur le rendement des pêches.

J'ai pu dénombrer au total les branchiospines de 509 individus. Le nombre a varié entre 23 br. et 41 br., la moyenne étant exactement $31,55 \pm 0,14$. Le graphique figure 1 présente la courbe de variation comparée à celle de la Palée du lac Léman (courbe basée sur 472 individus) et à celle du Lavaret-Blaufelchen (comprenant 98 Laverets, 194 Blaufelchen du lac supérieur de Constance et 66 du lac inférieur). La courbe fournie par les Corégones du lac d'Annecy me paraît une preuve évidente de complète hybridation. Non seulement elle est intermédiaire entre les courbes de variabilité des espèces souches les plus probables, mais encore la variabilité de la population considérée comme hybride s'étale presque autant que les deux autres ensemble avec une régularité exemplaire. Il n'y a pas trace du maintien d'individus de race pure (en tout cas statistiquement). Or cette courbe ne résulte pas de l'accumulation de courbes partielles dissemblables, la variabilité est sensiblement uniforme dans toutes les séries partielles, sauf une qui s'en écarte quelque peu. Les séries ont pourtant été prélevées en des points du lac aussi variés que possible tout au long de l'année.

A première vue, ce résultat parle en faveur de l'opinion que les Corégones subalpins appartiennent à une seule et même espèce.

Mais des formes parfaitement distinctes coexistent dans un même lac et s'y maintiennent inchangées depuis des siècles, souvent même en dépit des perturbations causées par l'homme. Il n'est pas possible puisqu'elles sont pratiquement séparées reproductivement, quand elles sont sympatriques, de leur refuser le statut d'espèces. STEINMANN pourtant les considérait comme des races écologiques apparues séparément dans chaque bassin lacustre et par conséquent

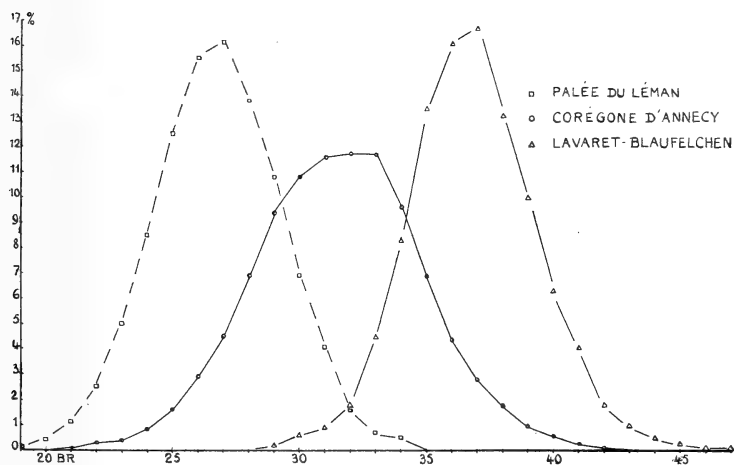


FIG. 1.

Courbe de variabilité du nombre des branchiospines du premier arc chez le Corégone du lac d'Annecy comparée à celles de la Palée provenant du Léman et aux Blaufelchen (Lavarets) des lacs de Constance et du Bourget.

comme des convergences. L'expérience du lac d'Annecy contraint, semble-t-il, d'écarter cette interprétation et de nier la réalité objective du processus d'isolement imaginé par cet auteur. En effet, non seulement les différentes formes introduites n'ont pas constitué des « Sippen » isolées reproductivement, mais encore quoique déjà différenciées, déjà spécialisées, elles n'ont même pas maintenu leur isolement écologique puisque les pêches pratiquées dans tous les points du lac, à des profondeurs variées et avec des filets de différents types fournissent toujours des contingents d'allure intermédiaire et jamais des groupes de race pure.

Les souches utilisées pour ensemençer le lac d'Annecy se sont donc révélées capables de fournir une descendance fertile si l'on

en juge par l'abondance des individus reproducteurs sur les frayères actuelles. Les conditions dans lesquelles l'acclimatation s'est produite ne permettent pas d'analyser ce qui s'est passé au juste. On peut supposer que par hasard on a réuni des formes de croissance analogue, frayant à la même époque dans des conditions semblables, bref, des formes capables de s'hybrider quand elles se sont trouvées artificiellement en contact. Ce n'est pas toujours forcément le cas. SVÄRDSON (1951) cite au moins un exemple d'hybrides fournissant un frai déficient, indiquant l'existence de barrières génétiques dans certains cas entre des espèces de *Corégones* artificiellement réunies.

Un fait me paraît curieux dans l'acclimatation des *Corégones* au lac d'Annecy. Il semble évident que c'est surtout le Lavaret du Bourget qui a été introduit, en proportion considérable comparé aux autres souches. Comment se fait-il que la population acclimatée soit exactement intermédiaire entre la Palée et le Lavaret et non pas plus voisine de ce dernier ? On peut penser que l'eutrophisation du lac lui est plus défavorable et qu'elle a compensé dans une certaine mesure son avantage numérique. Je ne suis pas satisfait de cette supposition. Je pense qu'il faut attribuer cet intime mélange à la pratique sur une grande échelle de la fécondation artificielle qui dure maintenant depuis 20 ans. On peut se demander ce qui se serait passé si les individus acclimatés s'étaient reproduits spontanément sans plus d'intervention humaine. Appartenant à des espèces différentes, auraient-ils maintenu leur isolement reproducteur malgré qu'ils fraient tous normalement dans le courant de décembre et sur la beine (pour des raisons d'habitudes sexuelles de nature psychique par exemple) ou se seraient-ils spontanément mélangés ? Un exemple cité par SVÄRDSON (1951) ferait plutôt pencher pour la deuxième supposition, mais seule une expérience rigoureusement conduite permettrait de trancher. En tout cas, l'isolement reproducteur tel qu'on l'observe au lac de Neuchâtel par exemple ou au lac de Constance (le seul fait objectif qui permette de qualifier d'espèces les différentes formes observées) cet isolement peut être rompu lorsque dans un milieu donné on met en présence des souches dont les habitudes sexuelles sont suffisamment proches, surtout, semble-t-il, si on introduit des formes intermédiaires entre les extrêmes. (Ici peut-être un lot non négligeable de Gravenches qui, en définitive, étaient peut-être déjà

une population hybride comme le supposait Fatio !). Dans ce cas, l'hybridation serait au moins accélérée grâce au « coup de pouce » de la fécondation artificielle.

Actuellement, au lac d'Annecy, l'hybride créé se révèle une forme stable et féconde, mais peut-être faut-il considérer avec quelque attention la lenteur du processus d'acclimatation qui a abouti à la situation présente. Certes, la courbe ascensionnelle du rendement du lac en Corégones (voir J. ROLLEY et E. DOTRENS) coïncide avec celle de la prospérité générale de la pêche et débute comme elle en 1936, mais le temps de latence, si on peut dire, qui s'est écoulé depuis les premiers essais d'acclimatation jusqu'à cette date a peut-être une signification: l'élimination de facteurs génétiques s'opposant à la multiplication rapide des hybrides. Ne serait-ce pas que dans les premières générations un certain déséquilibre génétique cause l'apparition d'une notable proportion d'individus mal lotis, voire stériles, et freine la reproduction ? Le phénomène, combiné avec la rareté des individus sur les frayères, expliquerait pourquoi il a fallu un tel délai avant que s'affirme la vitalité de la population acclimatée.

2. L'ACCLIMATATION AUX LACS ITALIENS.

La comparaison des circonstances du lac d'Annecy avec celle des lacs italiens est instructive. Grâce à l'intermédiaire de M. PEDRAITA, inspecteur de la pêche du canton du Tessin, qui m'a obligeamment introduit auprès des pêcheurs du lac Majeur et grâce à l'assistance si courtoise du Dr TONOLLI, directeur de la Station hydrobiologique de Pallanza, j'ai eu l'occasion d'étudier sur place les Corégones du lac Majeur et du petit lac de Viverone.

Les lacs italiens, eux non plus, ne recélaient aucun Corégone jusqu'au siècle dernier, avant les interventions humaines.

R. MONTI me paraît bien optimiste quand elle déclare que nous connaissons très bien l'histoire de leur acclimatation qu'elle résume dans son étude de 1933:

Après l'échec au lac Majeur de DE FILIPPI, les premiers résultats positifs furent obtenus par PAVESI au lac de Côme avec *Coregonus wartmanni coeruleus* Fat. du lac de Constance, le Blaüfelchen donc ou Coregono azzuro et *Coregonus schinzi helveticus* Far., var. *bodensis* du lac de Constance et var. *zugensis* Fat.

du lac de Zoug ou Weissfelchen, soit Coregono bianco qui ont été immergés dès 1880 au Lario puis au Verbano; les immersions furent répétées jusqu'en 1896.¹

A cette date, on fit encore des introductions au Ceresio. Ces trois lacs insubriques furent ultérieurement enrichis par desensemencements avec du matériel du Lario d'abord puis avec des produits des trois lacs. Par ailleurs on introduisit des Corégones dans d'autres lacs italiens tels que le Sebino en 1897-98, avec des œufs de Coregono bianco du Lario et du Verbano, le Benaco, en 1918-19 avec des œufs du Verbano. En 1899-1901 on pratiqua des immersions au lac de Viverone avec du matériel du Lario. Les Corégones du Lario produisirent aussi le matériel pour ensemençer le lac de Bolsena, quand on répéta les immersions faites par VINCIGUERRA en 1891-94 avec des œufs provenant directement du lac de Constance. Du lac de Bolsena les Corégones passèrent au Cimino en 1920 et de celui-ci au Sabatino en 1923. Ce n'est qu'au lac de Monate (proche du Verbano) qu'en 1902-05 on introduisit *Coregonus maraena* Bl provenant des étangs de Wittingau en Bohême. Et R. MONTI de conclure: cette vaste expérience d'acclimatation est particulièrement heureuse parce qu'aux premières introductions on n'a pas ajouté d'espèces ou de variétés diverses comme ce fut le cas dans d'autres lacs de l'autre côté des Alpes.

Cet auteur schématise quelque peu et néglige trop les réserves faites par PAVESI lui-même.

Dans une note de 1898 PAVESI signale des immersions faites au lac Majeur, par MAGORIA, de *Coregonus maraena* du lac Madui et reconnaît que le pisciculteur HAAK de Huningue avait mélangé sans le lui dire des *Coregonus schinzi helveticus* du lac de Zoug aux *Coregonus wartmanni coeruleus* de Constance qui avaient été expressément commandés.²

Voici librement traduite la conclusion de PAVESI:

¹ Je crois bon de rappeler ici les synonymies des noms de lacs italiens:

Lario = lac de Côme	Sebino = lac d'Iseo
Verbano = lac Majeur	Cimino = lac de Vico
Ceresio = lac de Lugano	Sabatino = lac de Bracciano
Benaco = lac de Garde	

² La pisciculture de Huningue, la même probablement qui avait fourni le matériel pour des immersions au Laachersee, semble avoir donc pris de déplorables libertés dans ses livraisons et provoqué par une négligence qui frise l'incorrection pas mal de confusion dans l'étude des Corégones.

« En somme, de même qu'en Suisse FATIO déplore qu'on importe aujourd'hui les yeux fermés et qu'on introduise annuellement dans divers lacs des millions d'alevins de Corégones dont on ne sait pas toujours quels ont été le père et la mère, de même chez nous, sans aucun esprit de suite et même contre les dispositions expresses de l'article 15 de la convention italo-suisse sur la pêche, on a introduit ou tenté d'introduire :

- 1^o *Coregonus wartmanni coeruleus* du lac de Constance, par DE FILIPPI puis par BETTONI qui en a réussi l'acclimatation;
- 2^o la Marène de Poméranie;
- 3^o *Coregonus albus* de Californie qui semble ne pas s'être implanté tandis que le Corégone du bas Tessin (un exemplaire unique retrouvé par hasard) est
- 4^o *Coregonus schinzi helveticus*. »

A mon avis rien ne prouve que le poisson retrouvé à l'embouchure du Tessin n'était pas par exemple une Marène ! L'exemple du lac d'Annecy ou le Corégone introduit en 1888 (fourni par la pisciculture de Huningue !) et qu'on ne retrouve que 10 ans plus tard grâce à l'emploi de filets spéciaux m'incite à douter de l'échec complet admis généralement de certaines tentatives comme celle de DE FILIPPI ou celle de MAGORIA.

Quoi qu'il en soit, l'acclimatation semble avoir procédé comme au lac d'Annecy, le succès éclatant ayant suivi de fort loin des tentatives réitérées autant que confuses ! A l'endroit même où en 1885 on trouvait par hasard un unique exemplaire, PELLONI (1934) signale une importante frayère. Le Corégone acclimaté se déplace à la fin de septembre et au début d'octobre vers le bassin de Locarno pour se diriger, à la fraie, vers l'embouchure du Tessin où il pénètre même, à ce moment. Ce sont là des habitudes de reproduction bien différentes de celles des Blaufelchen réputés frayer en pleine eau au-dessus des grands fonds. PELLONI rapporte ce Corégone au *Coregonus schinzi helveticus*, sans préciser comment il l'a déterminé.

Qu'en est-il au juste ?

Dans un travail de 1929, R. MONTI rend compte d'une étude statistique exécutée par son assistante, D^r STOLZ, et publie quelques tabelles se rapportant à divers caractères somatiques des

Corégones acclimatés dans une dizaine de lacs italiens. Si on considère ces résultats à la lumière des connaissances acquises actuellement, on attribue peu d'importance aux rapports exprimant des proportions du corps, sur lesquels MONTI base toutes ses démonstrations. En revanche on retiendra surtout la tablelle des nombres de branchiospines du premier arc. Or, il saute aux yeux que les dix lacs étudiés par STOLZ se classent en deux catégories bien tranchées. D'une part les quatre grands lacs insubriques: Lario, Verbano, Ceresio et Benaco, plus le lac de Monate voisin du Verbano, et d'autre part le Sebino (insubrique), le lac de Viverone (au sud de Biella, province de Vercelli), le lac de Bolsena, le Cimino et le Sabatino, lacs d'Ombrie situés au nord de Rome.

Chez les Corégones du premier groupe de lacs, le nombre moyen de branchiospines oscille entre 28 et 31, ceux du deuxième groupe accusent 23 ou 24, très uniformément. Ces derniers sont à coup sûr des *Coregonus schinzi*, Weissfelchen-Sandfelchen de Constance ou Balchen de Zoug, sans doute, *qui se sont maintenus stables en passant d'un bassin dans l'autre*. En effet R. MONTI précise que le lac de Bolsena a été ensemencé avec des alevins issus du Lario. Il faut bien admettre que, sciemment ou non, on a opéré sur une population de Weissfelchen puisque les descendants ont 24 br. en moyenne et que ces Corégones acclimatés ont fourni des alevins pour le Cimino dont la population conserve le caractère inchangé, quelque'aient été par ailleurs les modifications somatiques influencées par le milieu. Le dernier transfert au Sabatino confirme cette stabilité, moyenne 23, mais avec les mêmes extrêmes que ceux du lac de Bolsena (20 à 27).

Pour ce premier groupe de lacs, la situation paraît donc simple et claire: au moment où STOLZ établit ses moyennes, les populations sont uniformément constituées par *Coregonus schinzi*.

3. LE CAS DU LAC MAJEUR.

D'après STOLZ, la population du Verbano accuse une moyenne du nombre de branchiospines égale à 29 (extrêmes 22 et 34). Ce lac appartient donc au premier groupe signalé plus haut. J'ai pu vérifier les caractères de deux contingents de la population actuelle. J'ai mesuré une première série à l'île des Pêcheurs, en septembre 1953. Je n'ai malheureusement pu disposer que de

26 individus malgré l'obligeante assistance de M^{me} ZACCHERA qui dirige le commerce de poisson de l'île. Ces individus de grande taille mesuraient en moyenne 44 cm. (entre 37 et 53 cm.). J'ai disposé ensuite à Genève d'un contingent d'une centaine de pièces grâce aux bons soins de la maison ZACCHERA. Les individus de cette série mesuraient en moyenne 31 cm. seulement.

TABLEAU 2.

Comparaison du Corégone du Verbano (Coregono bianco) avec les souches probables.

	Blau- felchen	Coregono bianco	Weiss- felchen	Sand- felchen
Nombre de branchiospines . . .	36,4	31,7	25	24,8
Nombre d'écaillés de la ligne latérale	84,8	85,2	86,2	86,4
Rapports:				
D/F Base de la dorsale sur base de l'anale	97,3	101,4	101,4	101
C/D Hauteur sur base de la dor- sale	166	151	175	169
3/1 Longueur de la tête sur lon- gueur totale	16,7	16,7	17,2	16,7
6/C Longueur de la pectorale sur longueur de la dorsale	87,1	87,2	85,5	87,9
M/3 Hauteur sur longueur de la tête	67	70	70,7	70,6
L/7 Hauteur sur longueur du pédicule caudal	77,3	82	88	86,4
6/1 Longueur de la pectorale sur longueur totale . . .	13	13,6	14,5	14,5
4/3 Diamètre de l'œil sur lon- gueur de la tête	19,7	20,4	20,2	18,4

Les deux contingents appartiennent d'évidence à la même forme, malgré les différences considérables de leurs dimensions. Il faudrait naturellement une étude plus complète que ces deux sondages pour déterminer si, comme l'affirment les professionnels de ce lac, il existe vraiment encore une certaine proportion de Coregoni azzuri, de Blaufelchen donc. Je peux au moins affirmer que les Coregoni bianchi qui constituent les contingents ordinaires dont j'ai mesuré deux séries sont une population bien définie de caractère manifestement hybride et parfaitement comparable à celle du lac d'Annecy.

La moyenne du nombre des branchiospines égale en effet $31,7 \pm 0,25$ (extrêmes 23 et 38), je rappelle qu'à Annecy j'ai obtenu $31,55 \pm 0,14$ (extrêmes 22 et 41). Une ressemblance qui atteint donc à l'identité *quoique les souches aient été différentes*.

Pour le lac d'Annecy, je n'ai pu envisager que le caractère des branchiospines. Pour le lac Majeur, j'ai pris en considération toutes les mensurations que je prends habituellement, ce qui me permet de confronter cette population avec les souches probables. Je résume les résultats en un tableau (tableau 2) où l'on peut comparer le Corégone du Verbano avec le Blaufelchen du lac de Constance d'une part (*C. wartmanni*) et avec le Sandfelchen de l'Obersee et le Weissfelchen de l'Untersee d'autre part (*C. schinzi*). La plupart des mesures et proportions chez le Corégone du Verbano sont intermédiaires. Il convient cependant de relever que le rapport des proportions de la nageoire dorsale (hauteur sur largeur à la base) est remarquablement faible dans la population du lac Majeur. Deux autres curieux résultats sont :

- 1° le rapport de la base de la dorsale à la base de l'anale — si différents comme nous l'avons établi avec QUARTIER (DOTTRENS et QUARTIER 1949) dans les deux espèces du lac de Neuchâtel — qui se trouve ici identique à celui du Weissfelchen et
- 2° le rapport de la longueur de la tête à la longueur totale, nettement plus fort chez le Weissfelchen que chez les trois autres formes.

Ce sont là des caractères qui dépendent de l'âge et de la croissance relative des sujets ou qui sont très fluctuants selon les conditions d'existence. Quant au rapport du diamètre de l'œil à la longueur de la tête, il ne peut subsister aucun doute qu'il est fonction de la taille de l'individu beaucoup plus que de la race ou de l'espèce. La différence entre les grands Sandfelchen (18,4%) et les Weissfelchen (20,2%) en apporte une nouvelle démonstration comme aussi l'écart entre les deux séries du Verbano, les grands individus de septembre 1953 accusant 18,8% et les petits de juin 1954 20,8%. Un autre rapport donne aussi des résultats différents dans les deux séries du lac Majeur, c'est celui de la longueur de la pectorale à la longueur totale, nous savons déjà qu'il dépend de la croissance de la pectorale laquelle se développe relativement d'autant plus

vite que l'individu est plus âgé, ou si l'on préfère continue de s'allonger quand la croissance corporelle tend à cesser:

Grands Corégones du Verbano: 14%

Petits » » » : 13,5%

Par analogie avec les Corégones acclimatés au lac d'Annecy, on peut donc conclure de ces résultats biométriques à un mélange intime. La population actuelle du lac Majeur, réserve faite de l'existence éventuelle de *Coregoni azzuri*, est le produit équilibré de l'hybridation des formes souches. C'est ce que montre les courbes de variabilité de la figure 2 qui concerne le nombre des branchiospines.

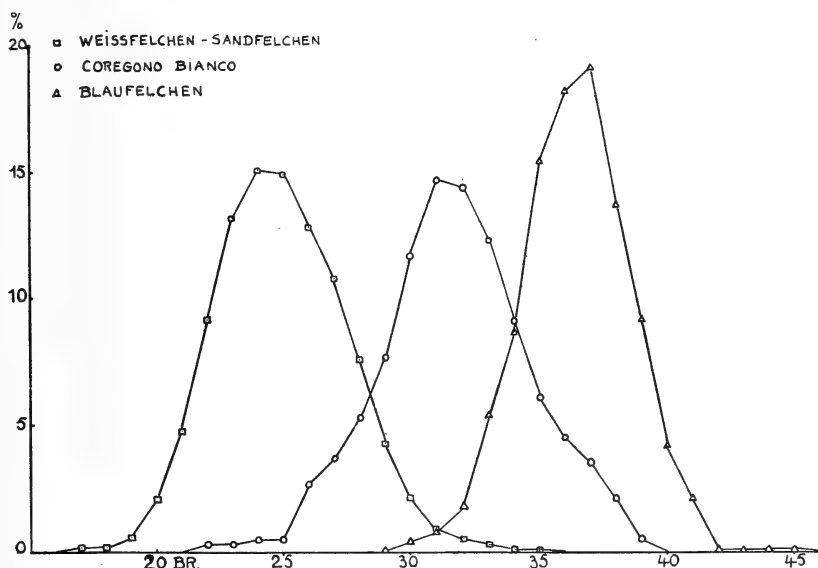


FIG. 2.

Courbe de variabilité du nombre de branchiospines du premier arc chez le *Coregono bianco* du lac Majeur comparée à celles du *Blaufelchen* et du *Weissfelchen* du lac de Constance.

Mais dans ce cas, il ne semble pas y avoir eu de forme intermédiaire analogue à la Gravenche qui aurait pu favoriser le mélange. Il reste donc le fait essentiel que deux espèces bien définies, *Cor. wartmanni* et *Cor. schinzi* qui se maintiennent distinctes au lac de Constance et qui l'étaient aussi très nettement à l'époque de FATIO

en tout cas, introduites conjointement dans un lac primitivement sans Corégones ont donné naissance à une population hybride.

Ce résultat est d'autant plus surprenant que les conditions de fraie des espèces mises en présence paraissent bien différentes dans leur milieu originel. Seule une expérience rigoureusement menée dans un lac vierge permettrait de définir les conditions de cette hybridation.

4. LE CAS DU LAC DE VIVERONE.

Pour le lac de Viverone STOLZ, toujours d'après R. MONTI, a trouvé 24 branchiospines en moyenne. Cet auteur a donc eu entre les mains des *Coregonus schinzi* de race pure. Actuellement, la situation est différente. J'ai eu la possibilité de mesurer plusieurs

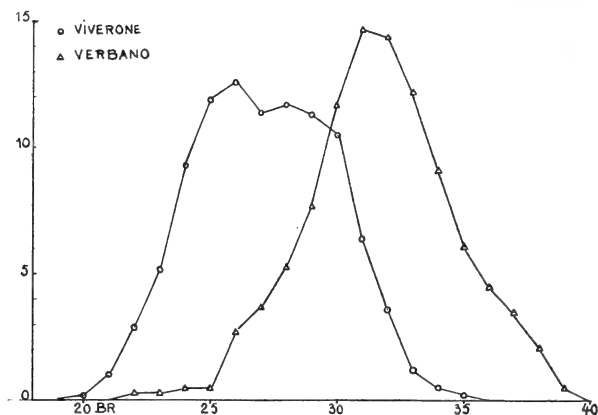


FIG. 3.

Courbe de variabilité du nombre de branchiospines du premier arc chez les Corégones du lac de Viverone, comparée à celle du Coregono bianco du lac Majeur.

contingents provenant de ce petit lac situé au sud de Biella dans la province de Vercelli. J'ai disposé au total de 140 individus. C'est peu, mais suffisant pour établir que la population actuelle de ce lac est mélangée comme le prouve la figure 3. J'ai obtenu deux maximums de fréquence, l'un à 25 branchiospines répond d'évidence aux Weissfelchen. Le deuxième mode à 29 branchiospines révèle la présence d'hybrides intermédiaires entre le Weissfelchen

et le Corégone du lac Majeur. Il me paraît donc probable qu'après une première acclimatation réussie, réalisée avec des alevins de *Coregonus schinzi* (en provenance du Lario et en 1899-1901 d'après MONTI), d'autres immersions ont eu lieu, d'alevins d'origine hybride. C'est du moins l'hypothèse la plus plausible et qui a l'avantage de ne pas faire appel à de mystérieuses transformations. L'examen de la courbe donne l'impression que l'hybride tend à être « absorbé » dans la population tandis que le mode (ici à 26) se déplace vers la droite. Mais je n'ai pas de renseignements sur les opérations qui ont pu être menées dans ce lac.

Quant aux caractères somatiques des deux formes qui cohabitent, il est peut-être aventureux de les indiquer, la variation du nombre de branchiospines étant telle qu'elle exclut un triage objectif des individus. D'ailleurs les proportions mesurables dépendant largement du milieu, il faut s'attendre à ce qu'elles diffèrent peu puisqu'il s'agit d'un lac de faible étendue, peu profond, qui n'offre pas de « niches » bien distinctes où les deux formes puissent s'installer séparément. Ayant de la difficulté à faire des prélèvements sur les frayères, je me suis contenté de sélectionner les individus extrêmes de la courbe des branchiospines, d'une part ceux qui ont 21 à 24 Br., d'autre part ceux qui en possèdent 30 à 34, ces derniers étant vraisemblablement des hybrides. Le tableau 3 montre les résultats de cette sélection.

Plusieurs de ces résultats appellent des commentaires :

Écailles latérales.

On remarquera l'analogie sans doute fortuite avec le Blaufelchen. Le nombre d'écailles étant fonction de la température de l'eau, il est normal que les moyennes soient identiques dans les deux formes surtout si les alevins éclosent et se développent à la même époque.

Rapport de la base de la dorsale à celle de l'anale.

Ce rapport est décidément fonction d'un facteur du milieu. Les documents dont je dispose par ailleurs m'inclinent à mettre en cause la profondeur à laquelle le Corégone se tient d'ordinaire ou peut-être à un moment déterminant de sa croissance. Dans le lac peu profond de Virerone ce rapport est analogue à celui qu'accusent les

Corégones vivant surtout en beïne ou dans les eaux superficielles. Si la Bondelle du lac de Neuchâtel fournit une moyenne très basse de 87,5, c'est qu'elle vit normalement en profondeur, tandis que la Palée du même lac avec 111,8 est un Corégone de surface. Autres exemples, le Lavaret du lac-étang d'Aiguebelette (un Blaufelchen): 114,9, le Blaufelchen de Constance, poisson de pleine eau, 97,3,

TABLEAU 3.

Comparaison des individus extrêmes de la courbe de variabilité des branchiospines avec les moyennes de la population actuelle du lac de Viverone

	Individus à 30-34 Br.	Ensemble des individus	Individus à 21-24 Br.
Nombre de branchiospines	30 à 34	27,2	21 à 24
Nombre d'écaïlles de la ligne latérale .	84,8	85	84,6
Rapports:			
D/F Base de la dorsale sur base de l'anale	110,2	110,8	114,3
C/D Hauteur sur base de la dorsale . . .	157,7	157	155,9
3/1 Longueur de la tête sur longueur totale	17	17,1	17,2
3/C Longueur de la pectorale sur longueur de la dorsale	80,9	79,8	79,6
M/3 Hauteur sur longueur de la tête . . .	68,2	68	67,3
6/7 Hauteur sur longueur du pédicule caudal	84,5	85,7	87,7
6/1 Longueur de la pectorale sur longueur totale	13,3	13,3	13,7
4/3 Diamètre de l'œil sur longueur de la tête	21,2	21,2	19,7

comme le Kilch poisson de fond: 97 ou encore l'ancienne Féra du Léman qui frayait dans les profonds: environ 98.

Et pourtant, il semble bien que les Weissfelchen, ici, conservent une tendance à un rapport plus élevé que les hybrides, comme si l'influence du genre de vie ne masquait pas totalement une tendance héréditaire.

Rapport de la hauteur à la longueur du pédicule caudal.

L'écart entre les deux groupes extrêmes est net, les individus à 30-34 br. se rapprochant des Blaufelchen, tandis que le groupe opposé est presque identique aux Weissfelchen-Sandfelchen.

Rapport du diamètre de l'œil à la longueur de la tête.

Il est remarquablement élevé: 21,2%, proportion typique d'individus jeunes ou de petite taille, malgré la profondeur restreinte du lac (environ 50 m.). Ce qui démontre une fois de plus que la grandeur relative de l'œil ne dépend en aucune façon de la vie en profondeur.

Si on admet que le lac de Viverone héberge maintenant une population mélangée de deux formes distinctes quoique voisines, on est amené à rejeter les conclusions de R. MONTI quand elle affirme que chaque lac italien contient une forme et une seule, modelée par les caractères de milieu particuliers qu'il offre, forme qui constitue une *natio*. D'ailleurs on peut se demander quel intérêt il y a à qualifier de *natio* une population introduite dans un lac en la désignant d'un nom latin (... *natio vivarensis*...). Même si elle ne risquait pas d'aboutir à une inextricable confusion, une telle pratique aurait contre elle une surcharge de la nomenclature.

CONCLUSION.

L'étude biométrique des populations de trois lacs où les Corégones sont aujourd'hui bien acclimatés, leur introduction ayant débuté à la fin du XIX^e siècle, établit clairement que des formes parfaitement distinctes dans leur lac d'origine comme le Blaufelchen et le Lavaret d'une part (*Coregonus wartmanni* selon FATIO) et le Sandfelchen-Weissfelchen (*Coregonus schinzi*) d'autre part peuvent se mélanger intimement pour former des populations hybrides lorsqu'elles sont introduites conjointement ou successivement dans un bassin lacustre. Je n'avais pas observé un tel mélange au lac Léman où seule la Palée du lac de Neuchâtel s'est implantée à l'exclusion du Lavaret. J'ai avancé l'opinion que les modalités de la pisciculture et de la fécondation artificielle sur place pourraient avoir une part dans la création de ces populations hybrides. J'ai en outre formulé la remarque que dans les cas présents le succès de l'acclimatation n'est apparu clairement qu'après des délais correspondant à un certain nombre de générations.

BIBLIOGRAPHIE

- DOTTRENS, E. et A. QUARTIER. 1949. *Les Corégones du lac de Neuchâtel*. Rev. suisse Zool. 56: 689-730.
- LE ROUX, M. 1934. *Recherches biologiques dans les grands lacs de Savoie. Lacs du Bourget et d'Annecy*. Annecy. 164 pp.
- MONTI, R. 1929. *Indagini limnologiche*. Boll. Pesca, Pisc. e Idrobiol. 5: 3-20.
- 1933. *La genetica dei Coregoni italiani e la loro variabilità in relazione coll'ambiente*. Arch. Zool. ital. 18: 157-200.
- PAVESI, E. 1898. *Un Coregono nel Ticino*. Rendiconti R. ist. Lomb. Sc. e Lett. Ser. 2: 31.
- PELLONI, E. 1934. *Osservazioni bioittologici sulla pesca di ripopolamento del Coregono (Coregonus schinzi helveticus Fat.)*. Boll. Soc. ticin. Sc. nat. 29: 35-60.
- ROLLEY, J. et E. DOTTRENS. 1955. *Sur les Corégones introduits au lac d'Annecy*. Arch. Sc. Genève 8: 207-212.
- STEINMANN, P. 1950-51. *Monographie des schweizerischen Koregonen*. Verl. Birkhauser. Basel.
- SWÄRDSON, G. 1949-51. *The Coregonid Problem*. Inst. Freshwater Research. Drottningholm. Rep. 29, 31, 32, 33.

N° 7. Anne M. Du Bois et Simone Ducommun. —
Développement et teneur en glycogène du placenta de
cobaye. Avec 3 figures dans le texte.

(Institut d'Histologie et d'Embryologie de l'Ecole de Médecine de Genève.
Directeur: Prof. E. BUJARD.)

*Ce travail est dédié au professeur E. Guyénot
 en l'honneur de son 70^e anniversaire, en hommage
 de très grande admiration et de profonde reconnais-
 sance.*

Dans un travail précédent (S. DUCOMMUN 1951), nous avons constaté que le glycogène n'apparaît dans le foie du fœtus de cobaye que pendant le dernier tiers de la gestation. Il était inté-

ressant de se demander si cette accumulation tardive du glycogène hépatique pouvait s'expliquer par un mécanisme placentaire; Claude BERNARD avait en effet, dès 1859, émis l'idée que, pendant la première période de la gravidité chez les ruminants, le placenta assumait la fonction glycogénique jusqu'au moment où elle était assurée par le foie foetal.

Nous nous sommes rapidement rendu compte que pour suivre avec précision, l'évolution pendant la gestation de la teneur en glycogène, tant dans les décidues que dans le placenta, il était indispensable de reprendre toute la question du développement de la structure histologique de ces organes chez le cobaye.

Les placentas de 30 femelles gravides, sacrifiées entre le 14^e jour de la gestation et la mise bas (66^e jour) ont été étudiés. L'âge de ces placentas s'échelonne de deux en deux jours et même de jour en jour pour certaines périodes, à l'exception de deux intervalles de 5 jours (43-46^e jour et du 57-62^e jour) où le matériel nous a fait défaut. Les animaux ont toujours été sacrifiés à 11 heures afin d'éviter les variations possibles de la teneur en glycogène, dues au rythme nyctéméral.

Les pièces fixées dans la solution picro-alcoolique de Dubosq-Brazil ont été incluses à la paraffine et coupées à 10 μ d'épaisseur. Nous avons fait une coloration topographique à l'hémalum éosine et recherché le glycogène par la coloration au carmin de Best et par la méthode de Bauer.

DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE DU PLACENTA

Le développement du placenta de cobaye et sa structure définitive ont été étudiés par divers auteurs (M. DUVAL, 1892; A. MAXIMOV, 1896; R. PYTLER et H. STRASSER, 1925; O. GROSSER-1927; H. W. MOSSMANN, 1937). Nous n'en rappellerons brièvement que les points essentiels nécessaires à notre étude.

A. DÉCIDUES.

L'œuf pénètre, le 7^e jour après la ponte ovarique, dans la muqueuse utérine, dans la zone diamétralement opposée au mésomètre; l'implantation est totale. Sous l'effet de la croissance

rapide de l'œuf, du 9^e au 12^e jour, l'endomètre fait hernie dans la lumière utérine. Cette hernie grandit, se pédunculise progressivement et, au 12^e jour, l'épithélium utérin qui la recouvre arrive au contact de l'épithélium utérin de l'endomètre mésométrial, c'est-à-dire diamétralement opposé au point d'implantation. La soudure s'opère avec disparition des deux épithéliums utérins sur toute leur surface de contact. Le pédoncule qui rattachait la hernie à l'endomètre antimésométrial disparaît le 15^e jour. A la fin de ce processus de double implantation successive, il est donc possible de reconnaître deux décides.

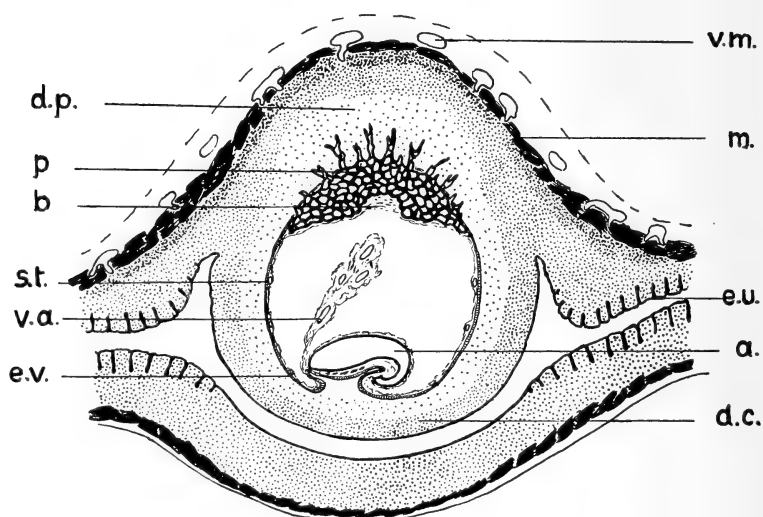


FIG. 1.

Schéma d'un œuf de cobaye *in situ* dans la corne utérine (c. longitudinale de la corne), 16^e jour. a: amnios. b: bouchon mésoblastique. d.c.: décidue capsulaire. d.p.: décidue placentaire, en pointillé serré la zone compacte, en pointillé espacé la zone désorganisée. e.u.: épithélium utérin et glandes utérines. e.v.: épithélium vitellin. m.: myomètre. p.: placenta. s.t.: sinus terminal du système vasculaire vitellin. v.a.: vaisseaux allantoidiens. v.m.: vaisseaux maternels du mésomètre. Schéma modifié d'après Duval (1892).

La décidue capsulaire (fig. 1, d.c.) revêt l'œuf, excepté au pôle placentaire. Elle n'est définitivement constituée qu'au 15^e jour de la gestation après la rupture du pédoncule qui reliait l'œuf au pôle antimésométrial et elle a disparu vers le 26^e jour. Elle est constituée par un épithélium utérin dépourvu de

glandes, recouvrant quelques couches de cellules déciduales. Elle est rapidement lysée par l'épithélium endoblastique ou vitellin (e.v.) qui forme la membrane externe de l'œuf (voir plus loin). Dans les deux derniers tiers de la gestation l'œuf, uniquement rattaché à la décidue placentaire par le subplacenta et les tubes plasmodiaux, est libre dans la cavité utérine.

La seconde décidue résulte de la coalescence de l'endomètre mésométrial avec la portion superficielle de l'endomètre anti-mésométrial et servira de point d'attache au placenta. C'est la sérotine de DUVAL (1892), la décidue subplacentaire ou basale de GROSSER (1927), la decidua basalis de MOSSMANN (1937). Nous adopterons, pour la désigner le terme de décidue placentaire (fig. 1, d.p.) car, par son mode de formation, elle diffère essentiellement de la décidue basale humaine, par exemple.

Du point de vue histologique, la décidue placentaire est constituée dès le 15-16^e jour de deux zones distinctes: une zone compacte et une zone désorganisée. La zone compacte, en bordure du mésomètre est formée de nombreuses couches de cellules déciduales typiques à gros noyaux clairs. En ce qui concerne la vascularisation, il faut noter que les artères et les veines maternelles sont localisées dans la portion tout à fait périphérique de l'endomètre, la zone compacte ne renfermant pratiquement qu'un réseau assez serré de petits capillaires. Cette zone compacte s'amenuisera peu à peu et, à la fin de la gestation, il ne reste plus, à la face interne du mésomètre, que deux ou trois couches de cellules déciduales encore en bon état.

Sous la zone compacte, la décidue est fortement altérée. C'est la zone désorganisée, en forme de dôme, qui coiffe le placenta et dans laquelle se ramifient les vaisseaux plasmodiaux émanant de celui-ci (voir plus loin). Elle s'épaissit constamment aux dépens de la zone compacte jusqu'à la fin de la gestation. On reconnaît, en bordure de la zone compacte, des cellules déciduales plus ou moins altérées ou lysées, souvent très hypertrophiées, à noyaux géants. Entre cette zone de lyse et le placenta, la zone désorganisée est constituée par un magma informe, dense, où l'on trouve encore, au milieu d'une masse assez éosinophile, quelques noyaux hypertrophiés de forme irrégulière, des masses cytoplasmiques bourrées de noyaux, qui sont des bourgeons plasm-

diaux, parfois un peu de pigment et, à partir du 35^e jour, des amas de petits noyaux pycnotiques décrits par DUVAL (1897) mais dont l'origine restait pour lui problématique. Nous reviendrons sur ce point à propos du subplacenta. La zone désorganisée ne contient pratiquement pas de vaisseaux sanguins maternels. Elle est envahie, dès le 13^e jour de la gestation, par de nombreux tubes à parois plasmodiales provenant du placenta.

B. FORMATION DU PLACENTA.

Au moment de son implantation, le 7^e jour de la gestation, l'œuf de cobaye est sphérique, constitué par une boule compacte de cellules de 80 μ de diamètre approximativement. La couche

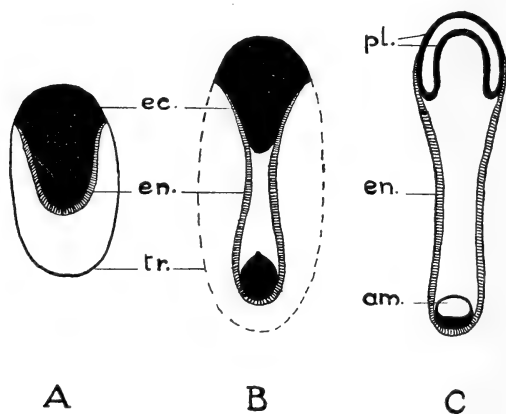


FIG. 2.

Schéma de la différenciation du placenta dans l'œuf de cobaye (8-9^e jour).
am.: amnios. en.: endoblaste. ec.: ectoblaste. pl.: matériel ectoblastique
aux dépens duquel se différenciera le placenta. tr.: trophoblaste. D'après
Pytler et Strasser (1925).

cellulaire superficielle formera le trophoblaste destiné à disparaître 48 heures plus tard; la masse centrale donnera l'embryon, le placenta et les autres annexes embryonnaires. Du 7^e au 9^e jour, l'œuf grandit rapidement, prend une forme de plus en plus cylindrique dont le grand diamètre correspond à l'axe mésomètre-antimésomètre de l'utérus; la masse cellulaire centrale s'allonge en forme de champignon (fig. 2 A), mais moins rapidement que le

trophoblaste, d'où résulte la formation du blastocoele. L'endoblaste (fig. 2, en), se sépare de l'ectoblaste (fig. 2, ec), par un processus de délamination sur toute la surface du pied du champignon cellulaire. Dès que la différenciation de l'endoblaste est achevée, le trophoblaste (fig. 2, A) a disparu. L'œuf est alors formé uniquement d'une sorte de calice endoblastique dans lequel est engagé le pied de la masse ectoblastique

Le calice endoblastique continuant à s'allonger rapidement, le cylindre ectoblastique qu'il contient s'étire puis se scinde (fig. 2, B). L'ectoblaste embryonnaire, l'amnios (fig. 2 C, am.), l'allantoïde et le mésenchyme se développeront à partir de la petite masse ectoblastique qui reste fixée au fond du calice endoblastique tandis que la grosse masse ectoblastique, qui fait hernie à l'extrémité ouverte du calice en direction de la décidue basale, donnera le placenta (fig. 2 C, pl.). Cette masse placentaire se déprime en forme de dôme et se creuse d'une cavité incurvée, délimitant deux feuillets, l'interne devient plasmodial tandis que le superficiel reste cellulaire.

Du 12^e au 14^e jour, l'œuf perd sa forme cylindrique, s'arrondit et le placenta (fig. 1, p), s'étale en calotte sur le pôle engagé dans la décidue placentaire. Son feuillet plasmodial prolifère, remplit d'un réseau lacunaire la cavité et bourgeonne, en dissociant la couche cellulaire, jusque dans la décidue placentaire. Ces bourgeons plasmodiaux, ébauches des futurs tubes plasmodiaux, se ramifient rapidement et entrent en rapport avec les capillaires sanguins maternels de la décidue. DUVAL (1898) a décrit, en détail, comment le plasmode engaine l'endothélium du capillaire qui disparaît ensuite permettant ainsi au sang maternel de circuler dans tout le réseau plasmodial placentaire.

L'établissement de la circulation fœtale dans le placenta est lié aux différenciations mésoblastiques. Un feuillet mésoblastique, dans lequel se forment les vaisseaux vitellins vient rapidement doubler l'épithélium endoblastique ou vitellin qui forme la paroi externe de l'œuf sur presque toute sa surface. Les vaisseaux vitellins ne pénètrent jamais dans le placenta, ils se terminent en un vaisseau circulaire, ou sinus terminal (fig. 1 et fig. 3, s.t.), situé dans la paroi de l'œuf directement sous le placenta et que l'on reconnaît encore parfaitement macroscopiquement sous le placenta à terme. Par contre, la lame mésoblastique sans vaisseau se prolonge au-delà

du sinus terminal sous la calotte placentaire au centre de laquelle elle forme un véritable bouchon qui refoule vers la décidue basale la portion centrale du placenta. Au 15^e jour, on reconnaît donc dans le placenta deux régions distinctes: une sorte de dôme central, riche en bourgeons plasmodiaux intra déciduaux qui surmonte le bouchon mésenchymateux (fig. 1, b.) et qui donnera le *subplacenta*. Cette dénomination est due à H. W. MOSSMANN (1937), elle correspond au « toit de l'excavation centrale » de DUVAL (1892) et au « Dach der zentralen Excavation » de GROSSER (1927). La couronne périphérique de tissu placentaire encore très étroite, pourvue de quelques bourgeons déciduaux et doublée d'une mince lame mésoblastique donnera le *placenta proprement dit*.

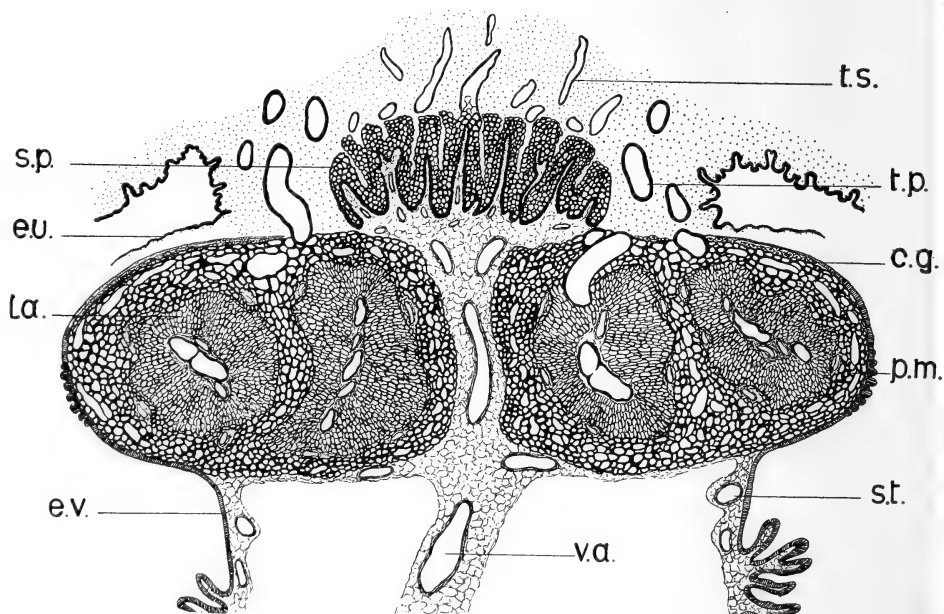


FIG. 3.

Coupe schématique d'un placenta de cobaye du 37^e jour. c.g.: cellules géantes. e.u.: épithélium utérin (les glandes utérines n'ont pas été figurées). e.v.: épithélium vitellin doublé de la lame mésoblastique. la.: labyrinthe du lobe placentaire. p.m.: plasmode marginal. s.p.: subplacenta. s.t.: sinus terminal du système vasculaire vitellin. t.p.: tubes plasmodiaux (portion initiale) du placenta proprement dit. t.s.: tubes plasmodiaux (portion initiale) du subplacenta. v.a.: vaisseaux allantoïdiens. En pointillé, partie profonde de la zone désorganisée de la décidue placentaire.

Ce dernier se développera rapidement et formera, à lui seul, la masse quasi totale du placenta. Vers le milieu de la gestation, le subplacenta apparaît comme une petite protubérance centrale, peu élevée dont le diamètre ne dépasse guère le tiers de celui du placenta (fig. 3, s.b.).

Les vaisseaux fœtaux qui irriguent le placenta appartiennent au système vasculaire allantoïdien. L'allantoïde se différencie vers le 14^e jour, il reste court et se prolonge par un bourgeon mésenchymateux massué qui contient les vaisseaux (fig. 1, v.a.). Ce bourgeon mésenchymateux traverse le coelome embryonnaire et vient s'appliquer, au 17^e jour, sur la face interne du placenta, exactement sous le bouchon mésoblastique qui soulève le subplacenta. A partir de ce moment, les vaisseaux allantoïdiens se distribueront en deux régimes nettement séparés: les uns pénétrant dans le bouchon mésoblastique assureront la vascularisation du subplacenta, les autres se distribueront dans le tissu plasmodial du placenta proprement dit et, par toute une série de remaniements topographiques compliqués, réaliseront la circulation fœtale si complexe de cet organe (fig. 3, v.a.).

Pour la clarté de l'exposé, il est indispensable dès maintenant de suivre séparément l'évolution du subplacenta et celle du placenta proprement dit.

1. *Evolution et régression du subplacenta.*

Les différents auteurs qui ont étudié le développement du placenta chez le cobaye n'ont fait que signaler l'existence du subplacenta sans en préciser la structure et aucun ne s'est attaché à l'étude des processus de régression qui se manifestent à son niveau à partir du 48^e jour.

Au moment où les vaisseaux allantoïdiens arrivent à la face interne du plasmode subplacentaire, celui-ci est constitué, dans sa partie profonde par une lame plasmodiale ondulée, à noyaux ovalaires très chromatiques, serrés les uns contre les autres, qui lui donnent une allure épithéloïde. En direction de la décidue placentaire, cette lame basale se continue par un réseau plasmodial très lacunaire à travées cytoplasmiques minces s'élargissant autour des noyaux, irrégulièrement répartis, noyaux nettement plus volumineux et moins chromatiques que ceux de la lame basale.

De ce réseau plasmodial peu épais partent les tubes plasmodiaux qui pénètrent dans la décidue placentaire (fig. 3, t.s.). Ils sont relativement étroits, se ramifient activement et aboutissent aux capillaires sanguins maternels (voir décidue placentaire). Les bourgeons des ramifications parfois décapités sur coupes, se présentent dans la décidue comme de gros éléments irréguliers, plurinucléés, à petits noyaux fortement chromatiques, souvent en mitose. Ce sont les cellules plurinucléées de la décidue décrites par Duval. A la surface du réseau plasmodial, entre les bases des tubes plasmodiaux, on retrouve encore quelques cellules géantes, à noyaux volumineux, restes de la couche cellulaire superficielle du bourgeon placentaire primitif.

Sous l'effet de la multiplication des vaisseaux embryonnaires allantoïdiens, la lame basale, tout en conservant son allure épithéloïde compacte, est irrégulièrement refoulée par de longues papilles mésenchymo-vasculaires, si bien que vers le 38-39^e jour (fig. 3, s.p.) le subplacenta semble, sur coupes, être fortement plissé dans sa partie inférieure. Les capillaires fœtaux pénètrent ainsi profondément dans les replis du subplacenta, mais ils sont toujours séparés du sang maternel circulant dans le réseau plasmodial par l'épaisse lame basale épithéloïde.

A partir du 48^e jour et jusqu'à la mise bas (66^e jour), le subplacenta subira une lente régression; les tubes plasmodiaux de la décidue deviennent étroits, perdent leur lumière, leurs noyaux dégénèrent et les amas de noyaux pycnotiques décrits par Duval dans la décidue sont vraisemblablement des restes de ces tubes.

Les dernières cellules géantes, très hypertrophiées disparaissent par lyse, et le réseau plasmodial subplacentaire, ne contenant presque plus de sang maternel perd son aspect lacunaire. Enfin, la lame épithéloïde basale devient par place assez irrégulière d'épaisseur et reprend une allure de plasmode avec, par-ci par-là, des noyaux pycnotiques.

2. *Placenta proprement dit.*

Le développement du placenta proprement dit, basé sur des remaniements très compliqués des circulations maternelle et fœtale a été décrit, dans ses moindres détails, par DUVAL (1892) et MOSSMANN (1937). Nous n'y reviendrons pas, nous bornant à

rappeler ici sa structure définitive acquise à la fin de la première moitié de la gestation. C'est un organe compact en forme d'ellipsoïde aplati. Le sang maternel y pénètre et en ressort par des tubes plasmodiaux de gros calibre à paroi épaisse, disposés en couronne autour du subplacenta; ils sont peu nombreux et peu ramifiés et traversent la zone désorganisée de la décidue placentaire pour se terminer sur les artères et veines à la limite de la zone compacte. Dans cette région, on peut fréquemment trouver une artère assez volumineuse, par exemple, dont la mésartère plus ou moins altérée est engainée par le plasmode d'un tube.

La structure du placenta est essentiellement plasmodiale; il est formé de lobules irréguliers étroitement juxtaposés. On reconnaît dans chaque lobule, une portion centrale formée d'un réseau plasmodial à paroi épaisse, à larges mailles et dans lequel circule le sang maternel artériel. Les veines fœtales, entourées d'un peu de mésenchyme sont intriquées dans ce plasmode centrolobulaire. Dans la portion périphérique du lobule, le réseau plasmodial épais centrolobulaire se transforme en un réseau plasmodial à parois minces possédant une orientation radiée très précise. Le sang maternel y circule dans des lacunes étroites et allongées tandis que les capillaires fœtaux extrêmement ténus passent dans les travées cytoplasmiques du plasmode. Cette partie périphérique où les échanges entre le sang maternel et fœtal doivent être extrêmement intenses, a été dénommée par DUVAL (1892) « substance striée du lobule » et par les auteurs plus récents (GROSSER 1927, MOSSMANN 1937) le *labyrinthe* (fig. 3, la). A la périphérie du labyrinthe de chaque lobule, le plasmode redevient brusquement plus grossier; tout le sang maternel provenant des lobules adjacents y est drainé. C'est la « cloison périlobulaire » de DUVAL, le « interlobuläres Syncytium » de GROSSER, la « spongy zone » de MOSSMANN. Dans ce plasmode interlobulaire, on trouve, entourées de leur gaine mésenchymateuse, quelques petites artères fœtales, origine du système capillaire fœtal du labyrinthe (fig. 3).

Le sang maternel ressort du placenta en circulant dans le plasmode interlobulaire puis dans le plasmode marginal (fig. 3, p.m.), zone spongieuse à larges mailles qui constitue le revêtement plasmodial périphérique du placenta, puis dans les tubes plasmodiaux déciduaux aboutissant aux veines maternelles.

En résumé, dans le placenta proprement dit, le sang maternel circule donc du centre du lobule vers la périphérie, tandis que la circulation fœtale se fait en sens inverse.

Il faut noter encore pour achever cette description que sur la face inférieure du placenta (fig. 3), le plasmode marginal est limité par une simple lame mésoblastique tandis que sur ses faces latérale et dorsale, il est recouvert par l'épithélium endoblastique ou vitellin (fig. 3, e.v.) qui a débordé sur le placenta proprement dit pendant son développement. Cet épithélium endoblastique repose directement sur le réseau plasmodial dans le placenta âgé. Sur la face dorsale du placenta jeune, l'épithélium est séparé du plasmode par une couche plus ou moins continue de cellules géantes (fig. 3, c.g.), restes du feuillet externe cellulaire de l'ébauche placentaire. Ces cellules géantes, légèrement fusiformes à gros noyaux clairs, prolongent dans le placenta proprement dit la couche discontinue des cellules géantes décrites dans le subplacenta. Elles semblent incapables de se multiplier et au fur et à mesure que le placenta proprement dit augmente de volume, leur couche devient de plus en plus discontinue; elles dégènèrent par lyse et, à partir du 48^e jour, elles ont pratiquement disparu.

L'épithélium endoblastique ou vitellin s'arrête, du côté dorsal, en bordure du subplacenta. Il est prismatique simple sauf dans la région sous équatoriale du placenta où il devient nettement sérié, formant des ébauches de courts prolongements villex. Son noyau ovalaire basal est peu chromatique et son cytoplasme également peu colorable renferme généralement dans sa portion apicale des inclusions (graisse et glycogène).

Au-dessous du placenta, l'épithélium endoblastique, doublé de la lame mésoblastique renfermant tous les vaisseaux vitellins forme la paroi externe de l'œuf. Dans la région du sinus terminal (fig. 3, s.t.), cet épithélium forme de nombreuses villosités assez allongées et ramifiées.

LA TENEUR EN GLYCOGÈNE DU PLACENTA ET DES DÉCIDUES PENDANT LA GESTATION

Le glycogène n'apparaît dans la décidue placentaire et le placenta que lorsque l'œuf est définitivement implanté dans l'en-

domètre mésométrial, vers les 14^e-16^e jours, c'est-à-dire à partir du moment où la circulation maternelle est bien établie dans le placenta.

A. DÉCIDUE PLACENTAIRE

Dans la zone compacte de la décidue placentaire la quantité de glycogène est toujours peu importante. Dès le 14^e jour, les cellules déciduales à gros noyaux clairs, en contiennent quelques granulations (fig. 1, zone en pointillé serré). La quantité de glycogène s'accroît légèrement vers le 18^e jour, puis elle se maintient, sans grandes variations, jusqu'à la fin de la gestation. Rappelons que cette couche compacte s'amenuise progressivement et qu'elle n'est plus représentée au moment de la mise bas que par quelques rangées de cellules en bordure du myomètre. A partir du 26^e jour et jusqu'à la fin de la gestation, on trouve constamment un peu de glycogène dans les cellules musculaires et l'adventice des plus grosses artères utérines.

Dans la zone désorganisée de la décidue placentaire, qui coiffe le placenta et dans laquelle se ramifient les vaisseaux plasmodiaux, le glycogène s'accumule en quantités assez importantes. Dans le tissu complètement désorganisé (fig. 1, zone en pointillé espacé), le glycogène apparaît au 14^e jour, sous forme de très petites flaques disséminées entre les cellules déciduales en dégénérescence. A partir du 22^e jour, le glycogène augmente brusquement et la décidue paraît irrégulièrement tachetée de flaques rouges (par la coloration au carmin de Best), parfois assez volumineuses. A côté de cette accumulation de glycogène extracellulaire surtout localisée au voisinage du subplacenta, on en trouve également, en quantité variable, dans les cellules déciduales plus ou moins altérées.

La masse de cette zone désorganisée de la décidue augmentant très rapidement, aux dépens de la zone compacte, la teneur en glycogène augmente parallèlement et atteint son maximum du 39^e-43^e jour. A partir de ce moment, qui correspond au début des phénomènes de régression dans le subplacenta, la quantité du glycogène décidual diminue progressivement; à la fin de la gestation, la zone désorganisée de la décidue placentaire très altérée et volumineuse ne contient plus que quelques petites flaques éparses de glycogène.

B. PLACENTA.

En ce qui concerne le métabolisme du glycogène, les deux parties du placenta, subplacenta et placenta proprement dit, se comportent tout à fait différemment. Alors que le subplacenta semble avoir, jusqu'à la fin du second tiers de la gestation, pour fonction essentielle de constituer une énorme réserve de glycogène, le placenta proprement dit en est pratiquement toujours dépourvu.

Subplacenta.

Rappelons que le plasmode qui constitue essentiellement cet organe peut être divisé en trois régions distinctes: la lame basale à allure épithéloïde, le réseau plasmodial et les tubes plasmodiaux étroits qui forment des arborescences compliquées dans la décidue placentaire et qui par leurs extrémités sont en continuité avec les capillaires sanguins maternels. Quelques cellules géantes forment une couche discontinue autour des pieds des canaux plasmodiaux. Enfin les axes mésenchymatovasculaires fœtaux pénètrent plus ou moins profondément dans les replis de la lame basale.

Le glycogène apparaît dans le subplacenta vers le 18^e jour, sous forme de quelques granulations discrètes dans les travées cytoplasmiques du réseau plasmodial et s'y accumule progressivement. La teneur en glycogène maximale est atteinte vers le 36^e jour et se maintient jusqu'au 49^e jour. Pendant cette période, le réseau plasmodial est littéralement bourré de glycogène, surtout dans sa partie profonde en bordure de la lame basale épithéloïde qui, elle, n'en contient jamais. Pendant ces deux semaines, le subplacenta paraît donc constituer une importante réserve de glycogène. Elle diminue brusquement du 49^e-54^e jour et pendant les 10 derniers jours de la gestation, le réseau plasmodial n'en contient plus qu'une très petite quantité.

Il est intéressant de rapprocher ces variations de la teneur en glycogène du réseau plasmodial des modifications de sa structure histologique. Pendant la période d'accumulation du glycogène, le réseau plasmodial est fortement lacunaire et le sang maternel y circule activement. Entre le 43^e et le 48^e jour, les tubes plasmo-

diaux entrent en régression et le réseau plasmodial devient compact par épaissement des travées cytoplasmiques; les lacunes deviennent étroites et la circulation du sang maternel est fortement ralentie. La chute caractéristique de la teneur en glycogène coïncide très exactement avec ce ralentissement rapide de la circulation maternelle et s'explique vraisemblablement par la diminution d'un apport nouveau de glycogène par le sang maternel. Il est évident que le glycogène du subplacenta passe activement dans la circulation fœtale, mais comme on n'en trouve jamais dans la lame basale épithéloïde, il faut supposer que le passage s'effectue sous forme non de glycogène, mais de sucres. Pendant la phase de régression du subplacenta, à partir du 46^e-48^e jour, rappelons que la lame basale perd, par place, son apparence épithéloïde et on peut alors trouver quelques granulations de glycogène dans cette lame.

Pendant la phase de grosse accumulation de glycogène, on trouve également un peu de glycogène dans les cellules réticulées et dans la paroi des vaisseaux fœtaux des axes mésenchymo-vasculaires. Enfin les cellules géantes d'origine placentaire qui entourent les pieds des tubes plasmodiaux en contiennent également une certaine quantité, qui diminue progressivement au fur et à mesure que ces cellules sont lysées.

Placenta proprement dit.

a) Plasmode.

Pendant toute la gestation, le plasmode du placenta proprement dit, que ce soit le plasmode épais périlobulaire et marginal, ou le plasmode grêle du labyrinthe, ne renferme jamais de glycogène. Ce tissu plasmodial bien que d'origine identique à celle du plasmode subplacentaire, se comporte d'une manière tout à fait différente quant au métabolisme glycogénique, puisqu'il paraît tout à fait incapable d'accumuler du glycogène. Il faut noter cependant que durant la période où la teneur en glycogène du subplacenta est maximale (35^e-48^e jour), on peut trouver parfois des traces de glycogène sous forme de très fines granulations éparses dans la région du plasmode périlobulaire directement adjacente au subplacenta.

b) *Cellules géantes.*

Comme nous l'avons décrit plus haut, le plasmode marginal de la partie dorsale du placenta n'est pas directement revêtu par l'épithélium endoblastique; il en est séparé par une nappe de cellules géantes (fig. 3, c.g.) légèrement fusiformes, à gros noyaux clairs qui prolongent dans le placenta proprement dit la couche discontinue des cellules géantes rencontrées dans la décidue placentaire autour de la base des canaux plasmodiaux. Les cellules géantes, assez nombreuses à la surface du placenta proprement dit dans les stades jeunes jusqu'au 34^e jour, ont à peu près disparu au 48^e jour. Des traces de glycogène apparaissent dans ces cellules vers le 22^e jour et elles en contiennent jusque vers le 30^e jour, mais toujours en faible quantité; au delà du 30^e jour, on en retrouve plus que des traces dans les cellules les moins altérées. Le glycogène contenu dans ces cellules, ne provient vraisemblablement pas du sang maternel dont elles sont toujours séparées par des travées du plasmode marginal qui lui, n'accumule pas de glycogène, comme nous l'avons vu plus haut, mais plutôt de l'épithélium endoblastique qui les recouvre directement.

c) *Epithélium endoblastique placentaire.*

Rappelons que cet épithélium (fig. 3, e.v.) est prismatique simple à l'exception d'une zone en couronne, à la face inférieure du placenta où il est fortement sérié, formant des ébauches de courtes villosités. Les premières traces de glycogène apparaissent dans la zone lisse dorsale le 22^e jour et dans la couronne villeuse vers le 27^e jour. Dès ce moment, la teneur en glycogène de l'épithélium endoblastique placentaire augmente rapidement et, du 38^e-49^e jour, les cellules en contiennent une quantité importante qui diminue ensuite progressivement. Mais jusqu'à la mise bas, les cellules épithéliales en contiennent toujours peu.

Signalons pour être complet que:

Dans l'endomètre extraplacentaire, l'*épithélium utérin* ainsi que les *glandes utérines* (fig. 3, e.u.) sont pratiquement dépourvus de glycogène pendant toute la gestation, à l'exception d'une brève période, du 35^e-45^e jour, où ils en contiennent de faibles traces.

Dans la *musculature utérine* (fig. 1, m.) les premières granulations de glycogène apparaissent au 14^e jour. Le glycogène muscu-

laire reste constamment à l'état de traces jusqu'au 43^e jour; il augmente alors brusquement et devient extrêmement abondant du 63^e-66^e jour. Cette accumulation tardive de glycogène intramusculaire est, de toute évidence, en rapport avec la préparation du myomètre pour le processus physiologique de la mise bas.

Enfin les fibres musculaires de la *mésartère* des grosses artères maternelles du myomètre et du mésomètre renferme constamment un peu de glycogène.

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Il ressort de notre étude que, dans le placenta de cobaye au cours de la gestation, la fonction glycogénique est essentiellement assurée par le subplacenta. Le glycogène s'accumule, en effet, à partir du 18^e jour de la gestation, dans le cytoplasme de la zone plasmodiale subplacentaire en très grande quantité. Durant le dernier tiers de la gestation le subplacenta entre en lente régression et parallèlement sa teneur en glycogène diminue progressivement.

U. SILVESTRI (1936) avait déjà signalé que, chez le cobaye le « sottoplacenta » renfermait du glycogène en abondance sans préciser à quel moment de la gestation. Par contre, G. B. WISLOCKI et ses collaborateurs (1946) dans une étude sur la basophilie cytoplasmique et sur la teneur en glycogène, lipides, phosphatases alcalines, fer, etc. du placenta de différents rongeurs arrivent à la conclusion que chez le cobaye comme chez le rat, la souris, le lapin et le hamster, le placenta, plus précisément le « syncytial trophoblast » ne contient jamais de glycogène. Il semble que dans leur travail, ils se soient bornés à l'étude du placenta proprement dit et n'aient pas pris en considération le subplacenta. Le fait paraît assez surprenant puisque, dans une travail antérieur, WISLOCKI (1936), en injectant du bleu de trypan dans la circulation maternelle de cobayes gestantes, avait montré que le bleu de trypan s'accumulait dans le plasmode du placenta proprement dit qui devenait intensément bleu, tandis que le subplacenta n'en accumulait jamais et restait parfaitement incolore. Il avait donc constaté, du point de vue physiologique, que les deux régions du placenta se comportaient d'une manière tout à fait différente.

Cette différence marquée entre le comportement physiologique du placenta proprement dit et du subplacenta ressort également de l'étude de H. L. HARD (1944) sur les phosphatases alcalines du placenta de cobaye du 11^e jour de la gestation à la mise bas. Le subplacenta en est constamment dépourvu tandis que le plasmode du placenta proprement dit, spécialement de la région du labyrinthe donne toujours une réaction fortement positive.

En ce qui concerne le glycogène, on retrouve cette divergence fonctionnelle entre les deux régions du placenta, puisque le plasmode du placenta proprement dit n'en contient à aucun moment de la gestation, alors qu'au contraire, le subplacenta en accumule en quantité importante. La teneur maximale est réalisée du 36^e-49^e jour et elle fléchit ensuite.

Il est impossible d'établir une corrélation chimico-physiologique entre l'absence de glycogène et la richesse en phosphatases alcalines du placenta proprement dit, d'une part, et l'accumulation de glycogène et l'absence de phosphatases alcalines dans le subplacenta, d'autre part; mais puisque les deux régions du placenta ont la même origine embryonnaire, que le sang maternel qui les irrigue a vraisemblablement la même teneur en glucides, l'accumulation de glycogène dans le subplacenta et son absence dans le placenta proprement dit doivent être en relation avec des conditions spécifiques réalisées secondairement dans le cytoplasme du plasmode de ces deux régions.

Il semble difficile d'admettre que ce soit la présence de phosphatases alcalines qui empêche le glycogène de s'accumuler dans le plasmode du placenta proprement dit puisque dans d'autres tissus les phosphatases alcalines et le glycogène peuvent parfaitement coexister. Pour n'en citer qu'un exemple pris dans le placenta de cobaye lui-même, H. L. Hard (1946) a démontré que l'épithélium endoblastique aussi bien dans sa portion placentaire qu'extra-placentaire donne une réaction très positive de phosphatases alcalines; or, comme nous l'avons déjà signalé plus haut, cet épithélium renferme, dès le 22^e jour et jusqu'à la mise bas, une quantité importante de glycogène.

Un second fait reste à discuter, celui de la diminution progressive de la teneur en glycogène du subplacenta pendant le dernier tiers de la gestation, soit du 49^e jour à la mise bas (66^e jour).

Chez le rat, L. E. COREY (1935) et chez le lapin J. LOCHHEAD et W. CRAMER (1906), G. LOVELAND et ses collaborateurs (1931) et H. TUCHMANN et R. BARTOLAMI (1954) ont également observé une diminution marquée de la teneur en glycogène de la zone périvasculaire, homologue du subplacenta de cobaye, pendant le dernier tiers de la gestation. Chez le lapin et chez le rat, en effet, il n'existe pas de subplacenta morphologiquement identique à celui du cobaye, mais la région centrale du placenta proprement dit est surmontée d'une zone à larges sinus engainés d'épais manchons dans lesquels s'accumule le glycogène pendant le second tiers de la gestation.

Come nous l'avons décrit plus haut, à partir du 43^e jour, le subplacenta de cobaye entre lentement en régression; la plupart des tubes plasmodiaux qui assurent la connexion entre les capillaires sanguins de la décidue placentaire et le réseau plasmodial du subplacenta dégèrent. La circulation du sang maternel à l'intérieur de cet organe ralentit progressivement. L'apport de glucides diminue et par conséquent le glycogène cesse peu à peu de s'accumuler dans le réseau plasmodial.

A partir du 49^e jour, la teneur en glycogène du subplacenta fléchit assez rapidement, le glycogène doit passer sous forme de sucres dans la circulation allantoïdienne et être utilisé par le fœtus. Il est intéressant de rapprocher cette diminution du glycogène subplacentaire de la glycogénèse hépatique. L'une de nous a, en effet montré, dans un travail antérieur (S. DUCOMMUN, 1951), que chez le fœtus de cobaye, la glycogénèse hépatique débute tardivement. Jusqu'à la fin du second tiers de la gestation (42^e-43^e jour), les cellules hépatiques sont complètement dépourvues de glycogène. Les premières granulations n'apparaissent que vers le 45^e jour dans les cellules de la zone périportale. La teneur en glycogène augmente dès lors rapidement dans la zone périportale puis dans la zone centrolobulaire et du 56^e jour à la mise bas, le foie est littéralement bourré de glycogène.

Il existe donc, chez le cobaye, une corrélation très précise, dans le temps, entre la diminution du glycogène dans le subplacenta et son accumulation dans le foie.

Cette constatation vient confirmer, une fois de plus, l'hypothèse émise en 1859 déjà par Cl. BERNARD. Il admettait en effet que, au cours du développement, le placenta assumait la fonction

glycogénique jusqu'au moment où le foie était capable de l'assurer; depuis cette époque, de nombreux travaux ont mis en évidence chez les espèces animales les plus diverses cette corrélation entre la diminution de la teneur en glycogène du placenta à la fin de la gestation et l'accumulation de glycogène dans le foie.

Dans le cas particulier du cobaye, la fonction glycogénique du placenta est assurée exclusivement par subplacenta, région qui se différencie très précocement au cours du développement, qui possède une structure tout à fait particulière et une irrigation maternelle propre et qui dégénère progressivement lorsque s'établit la glycogénèse hépatique.

RÉSUMÉ

1. Du point de vue morphologique, on distingue dans le placenta de cobaye, dès le 15^e jour de la gestation, deux régions distinctes: le placenta proprement dit et le subplacenta. Tous deux ont une structure plasmodiale et émettent des tubes plasmodiaux qui pénètrent dans la décidue placentaire. Ceux du subplacenta, étroits et ramifiés entrent en rapport avec les capillaires sanguins maternels de la décidue placentaire. Les tubes plasmodiaux du placenta proprement dit, larges et peu ramifiés traversent la décidue placentaire et se terminent sur la paroi des gros vaisseaux maternels à la limite du myomètre. La vascularisation fœtale des deux régions du placenta est assurée par la vascularisation allantoïdienne. La circulation vitelline n'y pénètre pas et se termine par un anneau vasculaire, sinus terminal, sousplacentaire.

2. En ce qui concerne le métabolisme du glycogène, les deux régions du placenta se comportent d'une façon tout à fait différente. Le placenta proprement dit n'en renferme jamais alors que le subplacenta semble avoir, du 14^e au 48^e jour, pour fonction essentielle de constituer une énorme réserve de glycogène. A partir du 48^e jour, le subplacenta entre en régression et sa teneur en glycogène diminue brusquement du 48^e-54^e jour. Pendant les 10 derniers jours de la gestation, le subplacenta plus ou moins dégénéré n'en contient plus de trace.

Cette chute brusque de la teneur en glycogène du subplacenta coïncide très exactement avec la mise en train de la fonction

glycogénique du foie du fœtus. Les premières traces de glycogène dans les cellules hépatiques apparaissent au 45^e jour et la teneur en glycogène hépatique augmente rapidement jusqu'à la mise bas.

Chez le cobaye, le subplacenta paraît donc assurer la glycogénèse jusqu'au moment où le foie fœtal est capable d'assumer cette fonction.

3. Les premières traces de glycogène apparaissent dans l'épithélium endoblastique vitellin, vers le 22^e jour; la teneur en glycogène maximale est atteinte du 38-49^e jour, puis elle fléchit sensiblement mais jusqu'à la mise bas, les cellules épithéliales en contiennent toujours un peu.

4. Les cellules géantes du placenta et les cellules déciduales plus ou moins altérées, contiennent toujours un peu de glycogène; on en trouve même, en flaqes extracellulaires, dans la zone désorganisée de la décidue placentaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, C. 1859. *Sur une nouvelle fonction du placenta*. C. R. Acad. Sc. 48: 77.
- COREY, L. E. 1935. *Growth and glycogen content in the foetal liver and placenta*. Am. J. Physiol. 112: 263.
- DUCOMMUN, S. 1951. *L'évolution de la graisse et du glycogène hépatiques chez la femelle gravide et l'embryon de cobaye*. Acta anat. 12: 286.
- DUVAL, M. 1892. *Le placenta des rongeurs*. Félix Alcan, édit.
- GROSSER, O. 1927. *Frühentwicklung, Eihautbildung und Placentation des Menschen und der Säugetiere*. J. F. Bergmann, édit.
- HARD, W. L. 1946. *A histochemical and quantitativ study of phosphatase in the placenta and foetal membranes of the Guinea pig*. Am. J. Anat. 78: 47.
- LOVELAND, G., MAURER, E. and F. F. SNYDER, 1931. *The diminution of the glycogen store of the rabbit placenta during the last third of pregnancy*. Anat. Rec. 49: 265.
- MAXIMOV, A. 1898. *Zur Kenntniss des feineren Baues der Kaninchenplacenta*. Arch. mikr. Anat. 51: 68.
- LOCHHEAD, J. and W. CRAMER. 1906. *On the glycogen metabolism of the foetus*. J. of Physiol. 35: abenda XI.
- MOSSMANN, H. W. 1937. *Comparativ morphogenesis of the foetal membranes and accessory uterin strutures*. Carneg. Contrib. embryol. 26: 129.

- PYTTLER, R. und H. STRASSER. 1925. *Die Vorgänge im Meerschweinschen-uterus von der Inokulation des Eies bis zur Bildung des Placentardiskus*. Z. Anat. u. Entwickl. 76: 121.
- TUCHMANN, H. et R. BARTOLAMI. 1954. *Répartition du glycogène et des phosphatases dans le placenta de la lapine*. C. R. soc. Biol. 148: 66.
- WISLOCKI, G. B. 1921. *Further experimental studies on foetal absorption. III The behaviour of the foetal membranes and placenta of the Guinea pig toward trypan-blue injected into the maternal Bloodstream*. Carneg. Contrib. embryol. XIII: 89.
- H. W. DEANE and E. W. DEMPSEY. 1946. *The histochemistry of the Rodent's placenta*. Am. J. Anat. 78: 281.
- and E. W. DEMPSEY. 1945. *Histochemical reactions of the endometrium in pregnancy*. Am. J. Anat. 77: 365.
-

N° 8. **R. Geigy.** Observations sur les Phacochères du Tanganyika. Avec 22 figures en 11 planches.

(Institut Tropical Suisse, Bâle)

	Pages
<i>Introduction</i>	139
<i>Espèces africaines de Suidés et variétés géographiques de Phacochères</i>	141
<i>Description du Phacochère</i>	142
a) Caractères généraux	142
b) Différences raciales	144
<i>Biologie du Phacochère</i>	145
1. Habitat et nourriture	145
2. Formation de compagnies, reproduction, embryons et marcassins	148
3. Comportement et mœurs	153
<i>Parasites des Phacochères</i>	159
a) Ectoparasites	159
b) Endoparasites	161
<i>Index bibliographique</i>	162

INTRODUCTION.

En 1954, du mois de mai au mois de septembre, un séjour scientifique dans le district d'Ulanga, au Tanganyika, fut organisé sous les auspices de la Fondation Roche à Bâle. Le principal but était d'étudier certaines questions concernant l'épidémiologie de la fièvre récurrente africaine. A cette expédition participaient le professeur H. MOOSER, directeur de l'Institut d'Hygiène de l'Université de Zurich et l'auteur de cette publication. La fièvre récurrente africaine est une spirochétose provoquée par *Borrelia duttoni*, agent pathogène transmis à l'homme par un Argaside, *Ornithodoros moubata*. Ces Tiques vivent habituellement dans le sol argileux des cases indigènes et sortent la nuit pour prélever périodiquement le sang dont elles se nourrissent sur les habitants qui, généralement, dorment par terre sur une simple natte. Celles qui sont porteuses du Spirochète le transmettent pendant qu'elles piquent l'homme, soit par injection directe avec la salive dans le sang, soit par l'intermédiaire

d'une exsudation spéciale, appelée liquide coxal (voir à ce sujet p. ex. BURGDORFER, 1951, GEIGY et HERBIG, 1955). L'épidémiologie de cette maladie fort répandue en Afrique tropicale s'explique donc par la cohabitation de l'homme avec *O. moubata*. Cette Tique a été considérée comme adaptée et strictement confinée aux cases indigènes. Or, certains auteurs anglais, tel que HEISCH et GRAINGER, 1950 et WALTON, 1953, ont constaté que *O. moubata* se rencontre aussi en pleine brousse, dans des terriers de Phacochères et de Porcs-épics. Ces auteurs avaient simplement noté la présence occasionnelle des Ornithodores sans cependant apporter des données précises quant à leur fréquence et sans examiner si ces « Tiques de brousse » pouvaient également être porteuses de *B. duttoni*. L'éclaircissement de ces questions pouvait avoir une influence importante sur la conception épidémiologique de cette maladie; un des buts de notre expédition était de vérifier la répartition d'*O. moubata* en dehors des agglomérations indigènes, d'étudier ses rapports avec des animaux vivant dans des terriers, de constater si les Tiques trouvées en brousse pouvaient être infectées de Spirochètes, et si leurs hôtes pouvaient éventuellement fonctionner comme réservoirs de *B. duttoni*. Les résultats de ces investigations seront publiés ailleurs (voir GEIGY R. et H. MOOSER, 1955). La présente étude est limitée à diverses observations accessoires qui ont pu être faites sur les Phacochères, Suidés très fréquents dans bien des régions africaines, mais dont la biologie est encore insuffisamment connue¹.

Parmi les animaux sauvages susceptibles d'héberger des Ornithodores dans leurs galeries souterraines et de fonctionner, le cas échéant, aussi comme réservoir de la fièvre récurrente, le Phacochère (*Phacochoerus aethiopicus*) s'imposait avant tout. Il est assez commun dans la savane boisée du district d'Ulanga et il a, comme nous le verrons plus en détail, la curieuse habitude de se retirer pendant la nuit dans des terriers délaissés d'Oryctéropes (*Orycteropus afer*). Cinquante-cinq de ces terriers répartis dans diverses régions du district ont été examinés en détail au cours de nos recherches. On a chassé 25 Phacochères pour faire sur le cadavre frais des frottis de sang et, après trépanation, des prélèvements de cerveau qu'on injectait directement sous forme de broyages à des souris blanches, dans le but de mettre en évidence microscopiquement ou bactériologiquement la présence éventuelle de l'agent pathogène de la fièvre récurrente. Chacun des 25 Phacochères a également été disséqué. On a en outre capturé des Phacochères pour injecter à l'animal vivant, tenu en captivité, des broyages de Tiques porteuses d'une souche virulente de *B. duttoni*, afin d'examiner la réceptivité de ce Suidé vis-à-vis du Spirochète. Au cours de tous ces travaux exécutés en pleine brousse pendant quatre mois nous avons eu l'occasion d'apprendre à connaître de plus près les Phacochères, leur comporte-

¹ Sur ce sujet on peut consulter par exemple W. B. COTTON, 1912; P. H. G. P. COTTON, 1902 et 1904; KITTENBERGER, 1929; LYELL, 1913; PERCIVAL, 1924; SHORTRIDGE, 1934 et J. STEVENSON-HAMILTON, 1912 et 1947.

ment et leur mode de reproduction. Ce sont ces observations qui ont inspiré l'étude qui suit ¹.

Je voudrais exprimer ici mes remerciements à M. C. A. W. Guggisberg (Nairobi) qui m'a fait part de plusieurs de ses observations sur des Phacochères et qui a mis à ma disposition les photographies représentées dans les figures 10, 11, 12 et 22. Les photos des figures 1, 3, 4, 5 et 6 ont été réalisées au Jardin Zoologique de Bâle, par H. Bertolf, et la figure 8 par E. Siegrist également au Jardin Zoologique. Les photos des figures 2, 7, 9, 13, 14, 15, 16, 17, 20 et 21 ont été prises par l'auteur au Tanganyika et au laboratoire. Le dessin, figure 18, est dû à M^{me} A. Herbig.

ESPÈCES AFRICAINES DES SUIDÉS ET VARIÉTÉS GÉOGRAPHIQUES DE PHACOCHÈRES.

En Afrique on rencontre à l'état sauvage quatre espèces de Suidés. D'abord le Sanglier (*Sus scrofa*), dans le nord, puis le Potamochère (*Potamochoerus porcus*, y compris *P. koiropotamus*), cochon sauvage à pelage roux avec raie dorsale blanche et oreilles plumées de soies blanches, espèce assez fréquente, menant une vie plus ou moins secrète et nocturne dans la savane boisée, et dont la taille est plutôt inférieure à celle du Phacochère. La troisième espèce l'Hylochère (*Hylochoerus meinertzhageni*) est le plus grand Sanglier d'Afrique tropicale, massif et très velu, ses défenses toutefois n'atteignent jamais le développement de celles du Phacochère; cet animal assez rare et peu connu est confiné à la grande forêt. La dernière espèce, probablement la plus fréquente et la plus répandue, est le Phacochère (*Phacochoerus aethiopicus*).

G. M. ALLEN mentionne dans son ouvrage « Checklist of African Mammals » (Cambridge, U.S.A. 1939) que l'espèce *Phacochoerus aethiopicus* se subdivise en au moins six à sept races ou variétés géographiques, qui se distinguent les unes des autres par leur taille et surtout par différents caractères ostéologiques du crâne. Je cite par exemple *Ph. aethiopicus aethiopicus* (Pallas) qui est le Phacochère du Cap, *Ph. aeth. centralis* (Lönnberg) qui est signalé du Lac Albert et du Congo Belge, *Ph. aeth. delamerei* (Lönnberg) qui serait limité au Somaliland, *Ph. aeth. africanus* (Gmelin) qui représente le type occidental observé au Cap-Vert et en Sénégal, puis *Ph. aeth. aeliani* (Cretzschmar) qu'on rencontre en Abyssinie, en

¹ Voir aussi: R. GEIGY, 1954.

Erythrée et au Tanganyika. C'est donc sur ce dernier qu'auraient porté surtout nos observations. Nous aurons l'occasion de revenir plus tard également sur la forme occidentale qui semble se distinguer de celle du Tanganyika non seulement par son aspect, mais également par son cycle reproductif (pp. 144, 145, 150 et 151).

DESCRIPTION DU PHACOCHÈRE.

a) *Caractères généraux.*

Le Phacochère adulte (nous reviendrons plus loin sur certaines particularités du marcassin nouveau-né et de l'embryon) ne dépasse guère les deux tiers du volume et du poids de notre Sanglier européen. Le poids maximum d'un adulte en bonne forme varie entre 80 et 90 kilos environ, tandis que celui d'un Sanglier peut atteindre jusqu'à 150 kilos. Le corps du Sanglier est plus long et plus haut, mais aussi plus massif et recouvert d'un pelage dense (fig. 3). La silhouette du Phacochère, par contre, est plus gracieuse, moins ramassée. La hure avec son long et large boutoir — dont l'importance est encore renforcée par les grandes défenses (fig. 2) — ainsi que toute la portion céphalo-thoracique, prédominant sur l'arrière-train qui est plus svelte (fig. 5). La ligne dorsale présente généralement une ensellure qui se dessine surtout quand l'animal s'agenouille pour fouiller le sol (fig. 8). Le Phacochère fait penser un peu, toutes proportions gardées, à un jeune Rhinocéros africain, ressemblance qui est encore soulignée par la forme de sa queue glabre, laquelle se termine par une houppette plate et bifide à la manière de celle du Rhinocéros ou de l'Eléphant (fig. 6 et p. 157).

À côté du Sanglier, le Phacochère paraît presque glabre: des soies noirâtres, réunies en petits faisceaux espacés, couvrent imparfaitement la peau couleur de terre. Dans la savane, à une certaine distance, on peut aisément confondre un Phacochère au repos avec une des nombreuses termitières, surtout s'il est souillé de terre à la suite d'un des fréquents bains de boue. L'importante crinière, aussi développée chez la femelle que chez le mâle, se compose de longues soies noires, quelquefois aussi brunâtres et même rousses. Elle s'étend du sommet de la tête jusque sur la croupe (fig. 4). La teinte est indépendante du sexe de l'individu et peut varier dans une même région. Sur les deux joues, ou plus précisé-

ment sur un bourrelet dermique longeant la mâchoire inférieure, s'élève une épaisse bordure de soies très blanches: c'est la fameuse barbiche recourbée vers le haut qui est si typique pour la physiologie de l'animal (fig. 1, 5 et 10). Les quatre défenses falciformes dont les pointes sont dirigées vers le haut sortent d'un repli déjeté de la lèvre supérieure, qui court entre le groin et la barbiche. Ce sont les canines inférieures et supérieures qui avec leurs surfaces lisses s'appliquent intimement l'une contre l'autre, réalisant ainsi un instrument fouisseur permettant de déterrer des racines dans le sol le plus dur, et en même temps une arme redoutable capable de taillader comme un sabre et de couper comme une cisaille (p. 158). Une vieille laie peut avoir des défenses presque aussi bien développées qu'un mâle. Les caractères sexuels secondaires les plus sûrs ne sont donc pas les défenses, mais les fameuses verrues, d'où vient le nom allemand de l'animal: «Warzenschwein». Le mâle porte quatre de ces protubérances composées d'un tissu dermique très coriace; une paire sur le museau des deux côtés entre les défenses et l'œil, l'autre paire sur les joues à quelques centimètres au-dessous de l'œil (fig. 1). Cette dernière paire peut devenir énorme et atteindre une longueur de 10 à 15 cm. (fig. 2). La femelle n'a pas de verrues sur le museau et celles des joues restent petites, n'atteignant jamais les dimensions impressionnantes qu'on observe chez les mâles. La signification de ces produits dermiques est inconnue (p. 154). Un autre caractère qui frappe lorsqu'on compare le Phacochère à notre Sanglier est la position des yeux, placés très haut sur le crâne chez le premier, les arcades orbitaires faisant pour ainsi dire saillie à la marge du front, droit devant les oreilles (fig. 5). Les yeux sont munis de cils noirs et de longs sourcils. Les oreilles sont taillées obliquement et pointues, elles portent à la marge antérieure de longs poils soyeux et blancs (fig. 2). Des vingt-cinq Phacochères que nous avons tirés puis disséqués au Tanganyika, aucun, même pas les plus gros individus, ne possédaient une couche de graisse sous la peau, comparable au lard du Sanglier ou du Cochon domestique. Nous ne pensons pas que cette différence puisse être expliquée par un état alimentaire défectueux, car la nourriture était très abondante dans les régions que nous avons visitées et tous les individus étaient en excellente forme. Il semble que la possibilité d'accumuler des dépôts sous-cutanés de graisse fasse complètement défaut aux Phacochères. Leur viande n'en est pas moins bonne à manger.

Sur les flancs, la peau montre souvent des plis verticaux visibles surtout quand l'animal lève la tête, comme si les côtes se dessinaient à la surface. Mais la dissection montrait que ces plis sont des formations dermiques purement superficielles s'étendant même au-dessus de l'omoplate (fig. 5 et 6). Les extrémités des Phacochères sont très fines; les sabots pointus laissent des empreintes caractéristiques dans le sol argileux; les gardes sont fortement développées aux quatre pieds. On a déjà mentionné la curieuse habitude des Phacochères, unique parmi les Suidés, de s'agenouiller lorsqu'ils labourent la terre avec leurs défenses en quête de nourriture (fig. 8). Ils s'appuient alors fortement sur leurs poignets repliés et se poussent en avant avec les pattes de derrière. La partie de la peau qui touche alors au sol est nue. Elle porte, sur un champ ovale bien délimité, des callosités carpiennes. Aux membres postérieurs se trouvent des callosités semblables sous-calcanéennes. L'apparition très précoce de ces épaissements de l'épiderme (déjà chez l'embryon) a été étudié par LECHE 1902, leur histologie chez l'adulte par ANTHONY & CUÉNOT 1939; CUÉNOT 1951 a attiré l'attention sur le caractère préadaptatif de ces formations (p. 150).

b) *Différences raciales.*

Au retour de notre voyage au Tanganyika nous avons eu l'occasion d'acquérir pour le jardin zoologique de Bâle trois Phacochères, un mâle et deux femelles, âgés d'un an environ. Ils avaient été capturés au Kenya et ressemblaient en tout point à ceux que nous venons de décrire pour le Tanganyika, donc au type *Phacochoerus aethiopicus aeliani*. Dans la même année notre jardin zoologique avait l'occasion d'acheter un autre couple de ces Suidés, âgés de six mois environ, qui avaient été rapportés par O. KOENIG (Station biologique de Wilhelminenberg, Vienne) d'Ansongo, situé au sud du Soudan français, au bord du Niger. Dès le début nous avons été frappés par la différence entre le type *aeliani* et cette forme occidentale correspondant probablement à *Phacochoerus aethiopicus africanus* (Gmelin). Et cette impression première s'est confirmée par la suite quand nous avons vu se développer côte à côte les Phacochères du Niger et ceux de l'Afrique orientale. Une confrontation des deux individus mâles des figures 5 et 6 montre que la forme occidentale, qui possède tous les caractères typiques des Phacochères, que nous venons d'énumérer, est cependant plus

rondelette et plus trapue (quoique l'état de nutrition soit pareil chez les deux); son arrière-train est plus lourd, les plis verticaux sur les flancs sont un peu plus accusés, le cou est plus épais, surtout dans la région du gosier qui pend comme un fanon. La différence devient surtout nette quand on compare les têtes: la race du Niger a un museau plus court et la position surélevée des yeux en marge du front semble moins prononcée. Nous reviendrons plus loin sur certaines distinctions biologiques.

BIOLOGIE DU PHACOCHÈRE.

1. *Habitat et nourriture.*

Au district d'Ulanga la grande saison des pluies s'étend normalement du mois de mars jusqu'à fin mai; vient alors la grande saison sèche qui dure jusqu'à fin novembre, où commence la petite saison des pluies, suivie en janvier par la petite saison sèche qui évolue assez irrégulièrement. Lorsque nos observations ont commencé en juin 1954 la grande saison des pluies était pratiquement terminée et, quoiqu'elle ait été exceptionnellement modérée, la couverture végétale du pays se trouvait à ce moment-là toute verdoyante. Les régions non boisées de la savane, où se tiennent les Phacochères, plusieurs espèces d'Antilopes, des Buffles, des Zèbres, des Eléphants, des Hippopotames, disparaissaient derrière de hauts rideaux de graminées. Cette remarquable protection du gibier, qui n'empêche pas seulement la chasse, mais aussi toute observation suivie, se maintient d'habitude jusqu'en septembre, où l'herbe desséchée par le soleil devient la proie des feux de brousse que les indigènes allument partout. Avant cet événement les Phacochères mènent une vie très cachée. Ils utilisent rarement les sentiers des hommes, mais surtout leurs propres pistes contournées, marquées souvent profondément dans la terre molle par le martèlement des sabots qui y passent et repassent. Parfois on aperçoit leurs petites troupes traverser le chemin à l'improviste et s'enfoncer rapidement dans un des étroits passages qui s'ouvrent à eux dans la muraille de brousse. Ces pistes semblent être propres aux Phacochères (les autres animaux en utilisent d'autres) et forment un véritable réseau qui relie leurs gîtes, les divers lieux de pâturages, les trous d'eau qui leur servent d'abreuvoir, et leurs

souilles, cuvettes où ils viennent prendre leurs bains de boue, car les Phacochères aiment la proximité de l'eau. (En captivité leur peau se fissure si l'on ne leur donne pas l'occasion de se souiller régulièrement). Ils continuent d'ailleurs souvent à se servir de ces sentes, probablement imprégnées de leur odeur, — et marquées de leurs excréments sous forme de crottes arrondies, — même quand le terrain est dégagé par le feu de brousse et qu'ils pourraient circuler librement.

Il y a cependant des endroits où même en saison de pluie on a quelque chance de les rencontrer, quand on connaît leurs habitudes: ce sont les abreuvoirs et surtout les rizières. Car à côté de leur amour pour certaines racines, qu'ils trouvent en toute saison, ils ont une grande prédilection pour le riz. Le matin surtout et vers le soir, mais aussi dans la journée, ils font de fréquentes invasions dans les rizières des indigènes et des blancs, dispersées un peu partout dans la brousse autour des agglomérations. Ils aiment le riz surtout quand il est encore vert et viennent savourer les épis tendres, dévastant les cultures à cette occasion. Quand le riz est mûr ou même un peu après la moisson ils viennent encore dans les champs pour ramasser par terre les grains tombés. C'est ainsi qu'ils menacent la principale fortune des indigènes qui se défendent comme ils peuvent; ils ont inventé un système d'alerte sous forme d'une longue corde qui traverse le champ par exemple d'un arbre à l'autre. A la corde sont attachés des bidons en métal qui peuvent s'entrechoquer. Un indigène monté sur l'arbre surveille le champ et quand les Phacochères surviennent il met la corde en branle; le tintamarre produit rejette l'envahisseur. Certaines tribus du district d'Ulanga, tels que les Wambunga et les Wandamba chassent les Phacochères à la lance, quelquefois aussi avec l'aide de chiens, comme je l'ai observé près de Mofu. Cette chasse demande une très grande habileté, non seulement pour se servir efficacement de l'arme, mais aussi pour approcher les bêtes souvent très défiantes. Ces indigènes chassent aussi à l'affût le soir, à l'entrée des terriers dont nous parlerons plus loin.

Le régime alimentaire des Phacochères change quelque peu, lorsque la moisson du riz est terminée et quand, après le feu, la végétation recommence à pousser. Ils viennent alors brouter les jeunes herbes qui pointent à travers les cendres recouvrant la savane brûlée. Ça et là on peut rencontrer aussi d'assez vastes

emplacements, où ils ont labouré la terre à la recherche de racines et de bulbes dont ils sont friands. Toute cette activité a lieu de jour (p. 154-155) et parfois ils se reposent en plein air, couchés sur le ventre ou sur le flanc. Si par hasard ils trouvent une charogne d'oiseau ou de mammifère, ils la mangent volontiers; j'ai vu de leurs carcasses même dévorer les restes d'un oiseau en pleine décomposition. En captivité les Phacchères acceptent facilement de la viande. Il est connu que le Sanglier européen a la même particularité. On prétend que les Phacchères mangent aussi des mille-pattes et d'autres grands arthropodes ou leurs larves, mais je ne l'ai jamais observé et pas trouvé des restes de chitine ni dans leurs crottes, ni dans les contenus intestinaux que j'ai toujours examinés.

Comme nous verrons encore plus loin, les Phacchères vivent généralement en compagnies, troupes d'individus apparentés qui se mélangent rarement avec d'autres et mènent une existence assez indépendante. Cela s'observe de jour sur les pâturages, mais aussi de nuit, car ces bêtes ont la curieuse habitude, unique d'ailleurs chez les Suidés, d'utiliser des dortoirs en commun qui sont d'anciens terriers d'Oryctérope (*Orycteropus afer*). Ce singulier Tubulidenté, mangeur de termites, a environ la même taille qu'un Phacchère et mène dans les mêmes régions sa discrète vie nocturne. Grand fouisseur, il creuse des terriers dans la terre même ou à l'intérieur de vastes termitières (fig. 9), pour s'y cacher de jour et pour y chasser des termites. Ces galeries souterraines à une seule ouverture sont parfois de simples boyaux droits ou contournés de longueur variable, creusés jusqu'à 1 ou 2 mètres de profondeur. Dans certains cas leur plan se complique par des excavations et des ramifications (fig. 18 et 19). On connaît très mal la biologie de l'Oryctérope, mais il doit vivre en solitaire ou à deux, surtout en période de reproduction. Il ne semble pas avoir une demeure très stable et doit souvent abandonner un terrier, parfois à peine commencé, pour en creuser un autre à quelques dizaines de mètres de distance. Le résultat est qu'une région à Oryctéropes est parfois parsemée de ces trous, et c'est le Phacchère qui profite de cette situation. Pour se protéger contre son grand ennemi le Lion, qui est encore très fréquent presque dans toute l'Afrique orientale, il a adopté les tanières délaissées par l'Oryctérope (jamais une cohabitation n'a pu être observée). Un solitaire, un couple et plus

souvent toute une compagnie de Phacochères occupent un certain terrier probablement pendant d'assez longues périodes. Une importante troupe peut aussi adopter plusieurs trous voisins. Le soir, tout de suite après le coucher du soleil, parfois déjà une ou deux heures plus tôt, ils y rentrent à reculons. Un certain ordre est observé dans ce sens que les individus jeunes entrent les premiers, puis la laie, puis le grand mâle. Ils sont ainsi admirablement protégés contre le Lion qui chasse de nuit et qui ne peut pénétrer dans ces étroits terriers. Il y a cependant des régions habitées par des Phacochères où l'Oryctérope est rare ou absent. Ils sont alors obligés de coucher dehors sous les broussailles ou dans des renforcements de terrain où ils grattent avec leurs sabots des creux peu profonds leur servant de gîtes mal protégés. Des crânes et des restes de squelettes de Phacochères qu'on y rencontre témoignent alors qu'ils sont devenus la proie des Lions (observation de C. A. W. GUGGISBERG au Queen Elizabeth National Park en Ouganda).

2. Formation des compagnies, reproduction, embryons et carcasses.

On rencontre rarement des Phacochères solitaires vivant à l'écart de toute compagnie; il s'agit généralement d'un mâle âgé ou d'une vieille laie. Une seule fois, le 14 août, j'ai pu observer et tirer près d'Itété un jeune couple vivant à part. Les deux individus avaient entre 2 et 3 ans; ils s'étaient réunis sans doute assez récemment. L'autopsie a montré que la femelle devait être portante, pour la première fois, de trois embryons. En me basant sur mes propres observations sur le terrain ainsi que sur la dissection de dix individus mâles et quinze femelles de tout âge, je suis arrivé à la conclusion que les groupes de Phacochères que l'on rencontre en brousse doivent généralement se composer de membres d'une même famille. La compagnie familiale la plus simple est formée du père, de la mère (à moins qu'un des deux partenaires ait été tué par le Lion, l'Homme ou une maladie) et des jeunes qui ont été mis au monde dans la seconde moitié de l'année précédente. Dans le district d'Ulanga, je n'ai jamais pu compter plus de quatre petits, quelquefois il y en a moins. Ces compagnies simples se chiffraient donc au maximum à six têtes, comme on le voit représenté dans

la figure 10. Cependant, M. C. A. W. GUGGISBERG (Nairobi) me signale qu'il a pu observer au Kenya plusieurs fois des couples adultes accompagnés de six (fig. 11), une fois probablement même de sept marcassins. B. PERCIVAL (1924), qui fut longtemps « game-ranger » et qui possède donc une grande expérience, prétend avoir rencontré souvent six à sept petits marcassins près d'une mère. Il n'est cependant pas toujours possible de juger si les jeunes suivant un couple appartiennent tous à la mère, ou si certains d'entre eux, ayant perdu leurs parents, se sont joints à la famille. Le moyen le plus sûr pour trancher la question est de compter les embryons de femelles portantes. Des quinze femelles que j'ai chassées de juillet à septembre, neuf étaient adultes, dont deux non portantes (l'une d'elles venait de mettre bas, car elle avait des glandes lactéales fonctionnelles, mais elle n'était pas accompagnée de ses petits). Les 7 autres femelles adultes étaient prénantes, quatre portaient quatre embryons (2 ♂♂ et 2 ♀♀, fig. 13), deux, trois embryons (1 ♂ et 2 ♀♀) et une seulement deux (♀♀), au total vingt-quatre embryons. Le chiffre maximum de quatre embryons — qui est d'ailleurs en accord avec les indications de STEVENSON-HAMILTON (1912) et de S. A. ASDELL (1946) — correspond au nombre des mamelles chez la mère. Les quatre mamelles apparaissent déjà au stade embryonnaire chez le mâle comme chez la femelle (fig. 15).

Les embryons trouvés en juillet étaient plus petits que ceux du mois d'août; dans les deux cas ils étaient encore complètement nus. Des embryons disséqués dans la première moitié de septembre étaient nettement plus avancés et portaient un duvet. Même chez les embryons jeunes, on pouvait déjà distinguer le sexe d'après les organes génitaux externes. Chez les mâles de fin juillet ou du début d'août on ne pouvait distinguer que le pénis en arrière du cordon ombilical (fig. 15), chez ceux de fin août, par contre, un champ scrotal pigmenté était devenu visible (fig. 16); j'en conclus que la descente des testicules doit s'effectuer à ce moment-là. Les embryons femelles présentent juste devant l'an us une vulve surmontée d'un lobule qui doit représenter le clitoris (fig. 17). Comme chez les adultes le sexe des embryons se reconnaît extérieurement — en juillet déjà — aux ébauches des verrues: deux petites verrues postérieures chez la femelle, tandis que le mâle présente en plus deux verrues antérieures. Celles-ci, au stade embryonnaire, sont

bien plus développées que les postérieures; c'est le contraire à l'état adulte. Dans les deux sexes, le repli déjeté de la lèvre supérieure, où passeront plus tard les défenses, est nettement préformé, ainsi que les bourrelets dermiques où s'insérera la barbiche. Les paupières des embryons sont fermées, les canaux auditifs également, mais les oreilles externes ont déjà leur forme typique, elles sont rabattues en arrière et libres (fig. 14). Le bout de la queue qui portera la houppe est aplati latéralement mais ne porte pas encore de soies. Quant aux callosités carpiennes et sous-calcanéennes, elles sont, comme LECHE (1902) l'a décrit (p. 144), déjà visibles sous forme de champs cutanés lisses, dépourvus de toute ébauche de poils (fig. 17).

Je décrirai tout à l'heure dans quelles circonstances nous avons découvert le 14 septembre les premiers marcassins nouveau-nés. Cette observation prouve que la période de mise bas débute dans la première partie du mois de septembre. Selon des indications que j'ai récoltées en Afrique orientale (Kenya, Ouganda, Tanganyika, Mozambique) chez des chasseurs, tant indigènes que blancs, cette période doit s'étendre de septembre à novembre; ASDELL (1946) indique octobre et novembre. Je ne sais pas si en Afrique du Sud les Phacochères mettent bas à la même saison, mais M. KOENIG (Vienne) m'a aimablement fait part des observations qu'il a pu faire à ce sujet en Afrique occidentale. Les deux marcassins de Phacochères qu'il a pu se procurer à Ansongo, au bord du Niger (Sud du Soudan français, voir p. 144), quelques jours après leur naissance, et qui se trouvent actuellement au Jardin zoologique de Bâle, sont venus au monde au début de juin 1954. J'ai déjà attiré l'attention sur des différences morphologiques qui caractérisent *Ph. aeth. africanus* (p. 141, 144 et 145). L'observation de KOENIG prouve que cette forme occidentale se distingue du type oriental en outre par son cycle reproductif, car la mise bas a lieu chez lui environ quatre mois plus tôt. M. KOENIG, qui a réuni de nombreux documents sur les nichées des oiseaux dans différentes régions de l'Afrique, pense qu'il y a un rapport entre le cycle reproductif des animaux et la saison des pluies. En effet, celle-ci commence au Soudan vers la fin juin, donc quand la reproduction des oiseaux et, dans notre cas, des Phacochères est terminée. Cela correspondrait plus ou moins aux dates que j'ai retenues pour le district d'Ulanga, où la petite saison des pluies commence fin novembre (p. 145), alors

que les dernières mises bas des Phacochères doivent avoir lieu en novembre au plus tard. Je n'ai pu obtenir ni dans la littérature, ni chez les chasseurs, une indication précise quant à la durée de la période de gestation et quant au rut des Phacochères. Si par analogie avec le Sanglier européen et le Porc, nous comptons quatre à cinq mois de gestation, le rut des Phacochères se produirait théoriquement dans le mois de mai au Tanganyika, en février au Soudan.

L'événement du 14 septembre, auquel j'ai déjà fait allusion, nous a permis de découvrir une « pouponnière » de Phacochère. Ce matin-là j'étais en chasse avec mon excellent guide dans la savane boisée près de Mofu. Nous nous trouvâmes tout à coup à une cinquantaine de mètres d'une femelle de Phacochère. Elle était perchée sur le flanc d'un de ces nombreux monticules, formés par des agglomérations de termitières, en partie abandonnées. Nous surgissions à l'improviste de derrière un buisson, l'animal nous aperçut et prit aussitôt la fuite. En le poursuivant, nous le vîmes de loin rejoindre sa compagnie, composée du mâle et de trois carcassins d'un an, et disparaître avec eux dans la brousse. Nous avions eu le temps de remarquer que cette femelle avait les mamelons gonflés et mon guide avait entrevu un tout petit carcassin entre les jambes de la mère, tétant probablement. Le petit s'enfuit en même temps que la mère, non pas dans la brousse, mais à l'intérieur du monticule. Et, en effet, arrivés à la butte, nous découvrîmes l'entrée d'un terrier d'Oryctérope que nous bouchâmes aussitôt avec des branches, car nous le supposions occupé par des Phacochères. Aidé de deux autres membres de notre expédition que nous avions appelés sur les lieux, nous avons alors exploré la galerie souterraine. Les dessins schématiques (fig. 18 et 19) en représentent la configuration et les dimensions. Une étroite galerie d'entrée, pas plus large que 40 cm., menait en profondeur et aboutissait à une chambre souterraine un peu plus vaste où étaient suspendues deux chauves-souris. De là partait un embranchement, presque parallèle à la galerie d'accès, qui se terminait dans un cul-de-sac latéral. A la lumière de nos lampes-torches nous pouvions deviner que « quelque chose de poilu » bougeait dans le coin le plus reculé du terrier et nous supposions que ce devait être un jeune Phacochère. Il fallut trois heures de travail à la pioche pour défoncer la termitière à cet endroit et nous eûmes la bonne fortune

d'y capturer trois jeunes marcassins, deux mâles et une femelle pas plus grands que des chats et âgés sans doute de quelques jours seulement. Les petites bêtes se débattaient et essayaient de mordre avec leurs défenses, dont les pointes sortaient à peine des gencives.¹ Leur corps était couvert d'un pelage de fines soies gris-beige assez dense, il ne présentait donc pas l'aspect semi-glabre de celui des adultes (fig. 20 et 21). On y distinguait une ombre de rayures longitudinales à peine perceptibles, indication très vague du pelage juvénile typique de divers Suidés. Il y avait déjà un début de crinière. Des deux côtés de la tête, au groin court et au front bombé, les barbiches blanches étaient développées de même que les verrues. Aux quatre pattes on reconnaissait nettement les plages dénudées, ébauches des callosités carpiennes et sous-calcanéennes.

Plus tard, en observant nos jeunes marcassins pendant une quinzaine de jours en captivité, nous avons remarqué leur besoin constant de chaleur. On comprend aisément que le terrier qui sert de pouponnière doit procurer aux nouveau-nés des conditions idéales pendant les premières semaines de leur existence. Il forme une véritable chambre d'incubation. Nous avons mesuré que la température s'y maintient à environ 30° C et l'humidité relative de l'air autour de 90%. Les couloirs sont juste assez hauts pour que les marcassins puissent se tenir debout et circuler librement; leurs parois sont lisses et propres, composées de ce ciment tendre qu'élaborent les termites. Dans le cul-de-sac où les petits, couchés, se tenaient étroitement serrés l'un contre l'autre, il n'y avait même pas de litière d'herbe sèche (comme les *Phacochères* en constituent parfois dans leurs dortoirs), le sable poudreux formant une couche suffisamment molle. Il semble que les nouveau-nés, au début, ne suivent pas leur mère (la femelle à glandes lactéales fonctionnelles se promenait sans ses petits, p. 149), mais restent dans le terrier où la mise bas a probablement lieu.

Pendant la nuit toute la compagnie familiale, le père, la mère, la génération de l'année précédente et les nouveau-nés, occupe le terrier; dans la journée les petits seulement restent au gîte et

¹ Il était surprenant de constater que les marcassins saisis à l'état sauvage dans leur terrier n'émettaient aucun son, alors que plus tard, lorsqu'ils étaient déjà apprivoisés, ils poussaient facilement des cris stridents de porcelets dès qu'on les prenait à pleines mains (p. 159).

la mère vient de temps en temps les rejoindre pour les allaiter. Mais les jeunes deviennent assez vite mobiles et suivront un jour leur compagnie sur les pistes de brousse. C'est à ce moment-là que la compagnie est en quelque sorte doublée par la seconde portée et peut compter jusqu'à dix têtes. Mais quand les individus de la première portée entrent dans leur deuxième année d'existence, ils doivent bientôt atteindre la maturité sexuelle, à la manière du Sanglier européen et du Cochon domestique, gagner leur indépendance et former de nouveaux couples avec des membres d'autres troupes. La compagnie considérée retrouve alors sa composition simple.

Voici encore quelques notes sur les jeunes marçassins que nous avons observés en captivité pendant quinze jours, c'est-à-dire jusqu'au moment où nous avons tenté de les transporter par avion en Europe, essai qui par un enchaînement malheureux de circonstances indépendantes de notre volonté, a causé leur décès. La dentition au moment de la capture se composait des deux paires de défenses, canines supérieures et inférieures; de deux incisives inférieures; des molaires supérieures qui avaient à peine perforé les gencives. Quoique cette dentition semblait les prédisposer uniquement à téter, les marçassins se désintéressèrent rapidement du lait de vache présenté au biberon, et préférèrent bientôt la coupe où on leur offrait des flocons d'avoine dans du lait tiède, additionnés parfois de grains de riz germés, ou de quelques brins d'herbe jeune et tendre. On les laissaient fréquemment s'ébattre dans une cour et là je les ai vus une fois dévorer un cadavre d'oiseau en pleine décomposition (p. 147). Les jeunes Phacchères semblent donc passer assez vite à un régime plus ou moins omnivore.

Leur poids ne changea pratiquement pas pendant ces deux semaines. Les mâles pesaient 1,6 et 1,4, la femelle 1,35 kilo. La hauteur au garrot était de 22,5 et de 20,5 cm. pour les mâles et de 26,5 pour la femelle. Les températures anales variaient entre les extrêmes de 35,3° C et 38,6° C et fluctuaient généralement entre 37 et 38°.

3. *Comportement et mœurs.*

Lorsqu'on a l'occasion de surveiller pendant plusieurs mois une certaine région et qu'on finit par reconnaître certains Phacchères à des particularités individuelles, on acquiert petit à petit la

conviction qu'ils doivent occuper des territoires assez fixes et limités. Une compagnie donnée restera fidèle pendant une période prolongée à un ou plusieurs terriers voisins, elle utilisera toujours les mêmes abreuvoirs et souilles, et visitera certains pâturages, certaines rizières qui ne sont pas trop éloignés de ses abris nocturnes. Seule la période des pluies avec ses inondations peut obliger les porcs à modifier leurs itinéraires, voire même à émigrer assez loin. Mais, d'après des renseignements recueillis sur place, les mêmes territoires peuvent être réintégrés lorsque les conditions redeviennent favorables. Je n'ai cependant aucune observation qui permettrait de dire qu'une compagnie, ou le vieux mâle d'une troupe, marque son territoire ou le défende contre d'autres Phacochères. Les crottes sont disposées sans règle et je n'ai pas pu constater des emplacements choisis pour la défécation. D'autre part, je n'ai jamais vu ni entendu parler de luttes entre Phacochères dans la nature et je n'ai pas trouvé de plaies ou de cicatrices témoins de tels combats. En ce disant je fais abstraction du traitement assez brutal qu'un vieux mâle ou une grande laie peut appliquer parfois avec ses défenses à ses partenaires ou à des marassins. Mais je pense que pour élucider complètement ce point, il faudrait surveiller les bêtes surtout en période de rut. En captivité le cas est différent. Lorsqu'on voulut réunir dans notre jardin zoologique deux lots de Phacochères, ceux d'Ansongo avec ceux du Kenya, les bêtes s'attaquèrent immédiatement et se blessèrent grièvement. On est maintenant obligé de les tenir séparément. On sait que les fameuses verrues sont des caractères sexuels secondaires (p. 143). On ne possède cependant aucun examen histologique qui permettrait de savoir si des glandes sudoripares ou d'autres débouchent à leur surface. Toutefois, le Dr Lang, directeur du Jardin zoologique de Bâle, m'a fait part d'une observation que j'ai pu vérifier à plusieurs reprises: en captivité le mâle (et lui seulement) frotte parfois ses grandes verrues postérieures contre la grille de son enclos, comme s'il voulait marquer le territoire. Mais on ne peut constater aucune exsudation ni aucune odeur particulière à l'endroit du frottement. La femelle qui vit dans ce même enclos ne montre aucune réaction vis-à-vis des parties de la grille contre lesquelles le mâle s'est frotté.

A l'encontre du Potamochère qui mène au Tanganyika et ailleurs une vie strictement nocturne, l'activité des Phacochères se déroule

entre le lever et le coucher du soleil, sans aucune règle stricte, mais suivant un certain rythme journalier. Lorsqu'on se rend avant 6 heures (heure locale) sur un poste d'observation près d'une rizièrre visitée régulièrement par des Phacochères, on voit apparaître les premiers individus déjà peu avant que le soleil se montre à l'horizon. Ils sortent de la brousse attenante où se trouvent leurs abris nocturnes et avancent lentement, broutant par ci et par là, ou trottant rapidement à une cadence légère jusqu'au milieu du champ où d'autres viennent bientôt les rejoindre. On observe alors parfois une curieuse cérémonie de bienvenue, peut-être aussi de soumission, dans ce sens que les jeunes individus en arrivant vont d'abord « saluer » le grand mâle ou la laie, guide de leur compagnie. Les deux bêtes se touchent du groin et le jeune donne un ou deux légers coups de boutoir contre le menton de l'ainé. J'ai également vu des couples se saluer de cette façon-là, quelquefois ils se caressaient aussi des lèvres le long du crâne et de la crinière. Comme cela se passait en dehors de la période de rut, on doit interpréter ces cérémonies comme simples « témoignages de sympathie ». Une seule fois j'ai observé un jeu pareil entre deux individus adultes qui par moments gambadaient véritablement. L'un, à juger d'après les verrues, était un mâle, tandis que je considérais l'autre comme une femelle. Mais plus tard j'ai réussi à tirer celui-ci et je me suis alors aperçu que c'était un mâle à verrues très faiblement développées, possesseur d'un unique testicule, dans le scrotum. Il s'agissait probablement d'un semi-castrat naturel car aucune cicatrice ne prouvait que l'absence du second testicule était due à un accident ou à une attaque. Les faibles verrues de ce castrat semblent indiquer que leur développement intense chez le mâle est conditionnée par des hormones de la gonade. Très gracieux sont aussi les jeux des marcassins entre eux; ils se poussent du groin contre les flancs, sautent en l'air, ou tournent rapidement sur eux-mêmes en poussant des cris ou de petits grognements. A l'occasion plusieurs compagnies se confondent temporairement sur un pâturage; il y a donc possibilité de rencontres entre individus jeunes qui formeront plus tard des couples et de nouvelles compagnies. Dans des régions très giboyeuses, comme par exemple dans certains parcs nationaux au nord du Tanganyika ou au Kenya, on peut souvent voir les Phacochères se mêler à des troupes d'antilopes ou de zèbres, je les ai même vus au Voi-Park, près d'une pièce d'eau,

à proximité d'éléphants. Sur la figure 11, photo prise au Nairobi National Park, on distingue au fond à droite des Gazelles de Thompson. Il n'y a d'ailleurs pas un véritable mélange, mais plutôt une coexistence intime sur les pâturages, chaque troupe gardant tout de même son individualité. Je n'ai jamais observé une situation semblable au district d'Ulanga où le gibier est beaucoup plus rare, de sorte que les différentes espèces animales sont moins habituées les unes aux autres et observent plus strictement leurs territoires.

Lorsqu'on observe des Phacochères broutant, on remarque qu'ils restent parfois debout, mais très souvent ils s'agenouillent, même s'il n'y a aucune racine à déterrer (fig. 11). Il en est de même pour nos Phacochères adultes en captivité; ils se posent sur leurs callosités carpiennes dès qu'on leur offre par terre de la nourriture (par exemple des flocons d'avoine) qu'ils pourraient tout aussi bien atteindre avec leur groin en restant debout (fig. 8). Les marcassins nouveau-nés que nous avons capturés avaient déjà cette habitude; leurs minuscules défenses ne leur permettaient point de creuser le sol et pourtant ils se mettaient à genoux dès qu'on leur présentait leur écuelle de lait. Comme la callosité carpienne, le réflexe de s'agenouiller est donc inné et relié à l'acte de nutrition.

Pendant les heures les plus chaudes de la journée, donc entre 11 et 15 heures, l'activité des Phacochères baisse en général. Cependant on peut en rencontrer à toute heure, quoique à ce moment on les voit moins en route dans la brousse et sur les pâturages. Parfois ils se couchent paresseusement dans des bains de sable en plein soleil, parfois ils se retirent sous les broussailles, mais probablement pas dans leurs terriers. Vers la fin de l'après-midi, après 17 heures et jusqu'à l'aube, ils sont de nouveau plus actifs, et se rendent aux abreuvoirs et aux souilles. Lorsqu'on rentre de la brousse à la nuit tombante, on peut voir passer comme des ombres les derniers individus qui regagnent leur retraite nocturne dans un terrier ou un abri quelconque. A plusieurs reprises nous avons tenté, mais en vain, de capturer la nuit, au filet, des Phacochères vivants, dans leurs terriers. Même si on avance avec circonspection pour éviter tout bruit et toute vibration du sol, les Phacochères remarquent l'approche de l'homme et quittent leur terrier rapidement. Ils en surgissent à toute allure et lorsqu'on est tout près de l'ouverture, il faut prendre garde d'être renversé. Nous avons pu

observer une pareille sortie de tout près, une fois à 17 h. 30 déjà: un Phacochère s'élança devant nos yeux d'un trou que nous allions fouiller pour y chercher des Tiques. On peut s'étonner que le Phacochère ne reste pas dans la cachette qu'il a choisie précisément pour se mettre à l'abri de ses ennemis. Mais je crois qu'il faut distinguer entre le Lion et l'homme. L'observation mentionnée plus haut a été faite dans une région où le Phacochère est beaucoup chassé par les indigènes qui précisément tâchent de le tuer avec leur lance près de son terrier ou dedans. Les bêtes ont donc probablement appris à fuir l'homme, mais lorsque passe le Lion, la nuit, ils restent cachés, sachant qu'ils sont alors hors de sa portée. Il était d'ailleurs aisé de constater que les Phacochères sont beaucoup moins farouches dans les parties du district d'Ulanga où les indigènes ne connaissent pas la chasse. Mr. GUGGISBERG m'écrit qu'au Parc National de Nairobi ils sont devenus plus fréquents au cours des quatre dernières années et, petit à petit, moins méfiants, ayant fait l'expérience que l'homme ne leur fait aucun mal. Quand un Phacochère est fortement intrigué ou excité, et surtout lorsqu'il fuit, il dresse infailliblement la queue en laissant flotter la houppe comme un fanion (fig. 12 et 22). Cet organe est donc un véritable baromètre de la tension psychique de l'animal.

Comparables au Sanglier européen, les Phacochères flairant le danger de loin et leur odorat est si subtil qu'ils peuvent déceler l'homme, à bon vent, à 400 ou 500 mètres de distance. Ils ont aussi l'oreille très fine; le ronflement d'un moteur, le claquement d'une portière de voiture ou de la platine du fusil, des voix d'homme, le bruissement de branches ou de feuilles mortes, tout cela peut éveiller leur attention. Ils lèvent alors la tête et regardent dans la direction du bruit. Aussitôt qu'ils perçoivent le signal du danger ils prennent la fuite, éperdument et toujours du côté de la brousse protectrice. Nous avons observé que cette direction est maintenue même s'ils doivent par exemple traverser le chemin devant la voiture qui arrive à toute allure, l'attraction exercée par le refuge étant plus forte que la peur devant l'objet ennemi. Je n'ai pas observé moi-même mais appris de source sûre que le cas échéant ils savent aussi se sauver à la nage. La vue joue un rôle moindre que l'ouïe et surtout que l'odorat. Ils peuvent toutefois remarquer des objets qui bougent à une distance d'environ 200 mètres. Lorsqu'on veut ap-

procher une compagnie de Phacochères en plein champ, à découvert, il faut donc observer quelques précautions : approcher en position baissée contre le vent, éviter tout bruit, n'avancer que quand toutes les bêtes ont le nez dans l'herbe ou sont agenouillées pour brouter. De temps à autre l'une ou l'autre lèvera la tête. L'animal est alors sur ses gardes, il faut s'immobiliser net jusqu'à ce que tous broutent de nouveau en toute quiétude. A 40 mètres environ ils distingueront la forme de l'homme accroupi, mais par vent contraire ils ne reconnaîtront pas le danger, ils se montreront par contre intrigués par « l'objet insolite ». Le premier Phacochère qui nous a aperçu se rapprochera, et bientôt toute la compagnie le suivra, souvent en poussant des grognements qui ressemblent beaucoup à ceux du Cochon domestique. Même si, à très courte distance, ils finissent par reconnaître l'homme, ils n'attaqueront jamais, leur réaction est toujours la fuite. Je n'ai vu qu'une fois un Phacochère foncer sur l'homme, mais il était alors grièvement blessé et serré de près. Un chasseur m'a raconté que s'étant approché trop vite d'un animal abattu, il fut cruellement mordu au doigt : la bête, dressant la tête à l'improviste lui infligea un coup de cisaille qui faillit lui sectionner une phalange. On prétend qu'une laie peut très efficacement protéger ses petit à coups de boutoir contre un Lion ou un Léopard. Le vieux mâle ou la laie peut être plus ou moins considéré comme guide de la compagnie. C'est lui ou elle qui dirige la troupe sur les pâturages et prend généralement l'initiative de la fuite. Quand on abat le guide, le reste de la compagnie est désorienté pendant quelques instants, retourne même vers la bête tombée ou galope autour d'elle avant de se décider à la fuite.

Les Phacochères capturés tout petits s'apprivoisent en quelques jours et finissent par suivre l'homme partout ; quelquefois ils s'attachent particulièrement à celui qui les nourrit. M. KOENIG a observé que ses marçassins se liaient d'amitié avec des chiens bergers. Les très jeunes individus que nous avons pu observer en captivité avaient également leur rythme journalier, c'est-à-dire des temps d'activité de $\frac{3}{4}$ d'heure environ, coupés de repos. Une première période de mouvement qui commençait très tôt le matin quand ils demandaient leur nourriture, était suivie d'une sieste dès qu'ils avaient mangé. Plus tard, ils redevenaient actifs, réussissaient très habilement à sortir de la caisse où ils passaient la nuit et aimaient trotter, presque toujours ensemble, dans la

chambre ou dans la cour en émettant à tout instant des bruits et des grognements très comparables à ceux de nos cochons de lait. Ils avaient l'habitude de s'arrêter net, tous les trois, comme s'ils écoutaient un bruit suspect; puis ils continuaient leur promenade. Ils inspectaient tous les objets, étaient intrigués par les pieds des gens, mâchaient des lacets de souliers, des courroies, du papier. De temps à autre, ils intercalaient une nouvelle période de repos et dormaient en plein jour. Pendant la nuit ils étaient très tranquilles, mais ne se sentaient à l'aise qu'à une température de 30° environ, correspondant donc à celle mesurée dans le terrier-pouponnière (p. 152).

PARASITES DES PHACOCHÈRES

a) *Ectoparasites.*

Sur presque tous les Phacochères chassés en brousse nous avons trouvé, fixées ou se déplaçant sur la peau, des Tiques (*Ixodidés*) de diverses espèces actuellement encore à l'étude.¹ Dans le sable argileux des terriers vivaient très fréquemment et en grand nombre, les larves hématophages d'*Auchmeromyia luteola*; autour de l'ouverture et sur les parois des galeries on rencontrait les mouches adultes qui formaient parfois de véritables essaims. Souvent les larves de tous stades étaient fraîchement gorgées, car chaque nuit elles avaient l'occasion de s'attaquer aux Phacochères qui y venaient dormir. Dans quelques rares cas nous avons découvert dans le sol des terriers de très petits acarïens hématophages dont la détermination est en cours.² C'étaient souvent des individus gorgés. Ils s'attaquaient aussi à l'homme et causaient des démangeaisons fortes et prolongées.

Presque aussi fréquentes que *Auchmeromyia* étaient les Tiques Argasides, *Ornithodoros moubata*, auxquelles nous avons voué

¹ Je remercie M. R. WYNIGER de sa détermination, selon laquelle il s'agit exclusivement de *Rhipicephalus appendiculatus* ou de *Rhipicephalus capensis longus*, parfois aussi des deux espèces trouvées simultanément sur le même Phacochère.

² Selon le Dr J. SCHWEIZER, éminent spécialiste qui s'est aimablement mis à notre disposition pour la détermination, les spécimens récoltés seraient exclusivement de sexe femelle. Ils appartiendraient au genre *Hypoaspis* Canestrini 1885 (Famille *Laelaptidae* Berl. 1892, sous-ordre *Parasitiformes* Reuter 1909). Ce serait probablement une espèce nouvelle voisine de *Hypoaspis aculeifer* Canestrini signalée de l'Italie.

toute notre attention en raison de notre prospection épidémiologique. Sur 55 terriers d'Oryctérope adoptés par des Phacochères, 18 étaient infestés d'Ornithodores. Nous y avons récolté environ 1200 spécimens qui appartenaient exclusivement à l'espèce *moubata*; nous n'avons jamais trouvé *O. erraticus*, assez fréquent dans les terriers d'autres animaux, comme, par exemple, dans ceux de *Dipodillus*. C. A. W. GUGGISBERG a aussi observé au Tanganyika et au Kenya cette présence exclusive d'*O. moubata* chez les Phacochères. Il a eu l'amabilité de vérifier la détermination de nos spécimens d'Ornithodores provenant de différents terriers, il a confirmé qu'il s'agissait dans tous les cas d'*O. moubata*. Le microclimat que nous avons mesuré dans différents trous de Phacochères à l'aide d'un thermo-hygromètre enregistreur correspond à peu près à celui d'une case d'indigène, avec la différence que l'humidité relative de l'air augmente, non pas la nuit, mais de jour; elle atteint environ 90%. Cela est probablement dû à l'évaporation des eaux souterraines sous l'influence de la forte insolation diurne du sol. Ainsi, à peu de chose près, l'Ornithodore rencontre le même microclimat, qu'il se trouve dans une case d'indigène ou dans un terrier de Phacochère. Cette observation pourrait expliquer comment *O. moubata*, qui fut à l'origine certainement une Tique de brousse, a si facilement réussi à s'adapter aux habitations de l'homme, où elle nous est familière. En prospectant des terriers nous avons maintes fois observé avec quelle avidité les tiques s'attaquent à l'homme. On imagine donc aisément qu'un indigène revenant de la chasse ramène dans ses vêtements, dans sa chevelure, ou encore sur le cadavre d'un Phacochère qu'il aurait chassé, quelques Ornithodores qui s'installent par la suite sans difficulté dans sa case où elles trouvent les mêmes conditions climatiques et de la nourriture sanguine en abondance. La dispersion des Tiques dans tout un village et même leur transport de village à village n'est qu'une question de temps. Du point de vue de l'épidémiologie de la fièvre récurrente africaine nous voulions savoir si parmi ces Ornithodores de brousse il y avait des individus infectés de *Borrelia duttoni*. Des dissections de centaines de spécimens ont montré qu'il n'en était rien, aucune de ces tiques n'était porteuse de l'agent pathogène de la fièvre récurrente. Cette constatation a trouvé son corollaire par l'analyse de frottis de sang et de broyages de cerveau des 25 Phacochères que nous avons chassés.



FIG. 1.

Têtes de Phacochères ♂ (à gauche) et ♀ âgés de 2 ans et 3 mois;
verrues peu développées.



FIG. 2.

Tête de vieil individu mâle, verrues postérieures fortement développées.

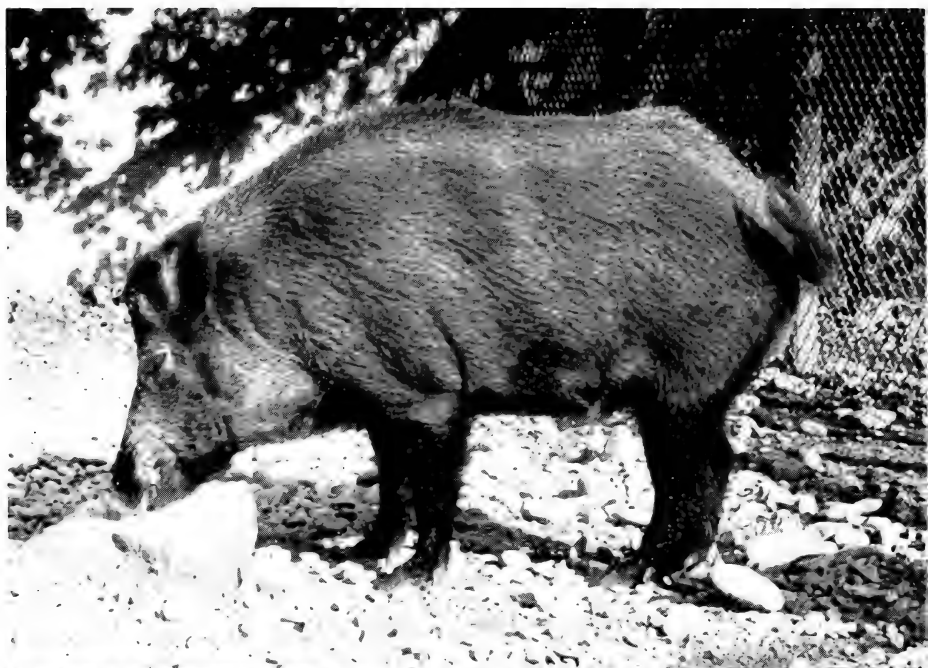


FIG. 3.
Sanglier européen ♂, 2 ans et demi.



FIG. 4.
Phacochère mâle, type oriental, 2 ans.



FIG. 5.

Phacochère mâle, type oriental, 2 ans.

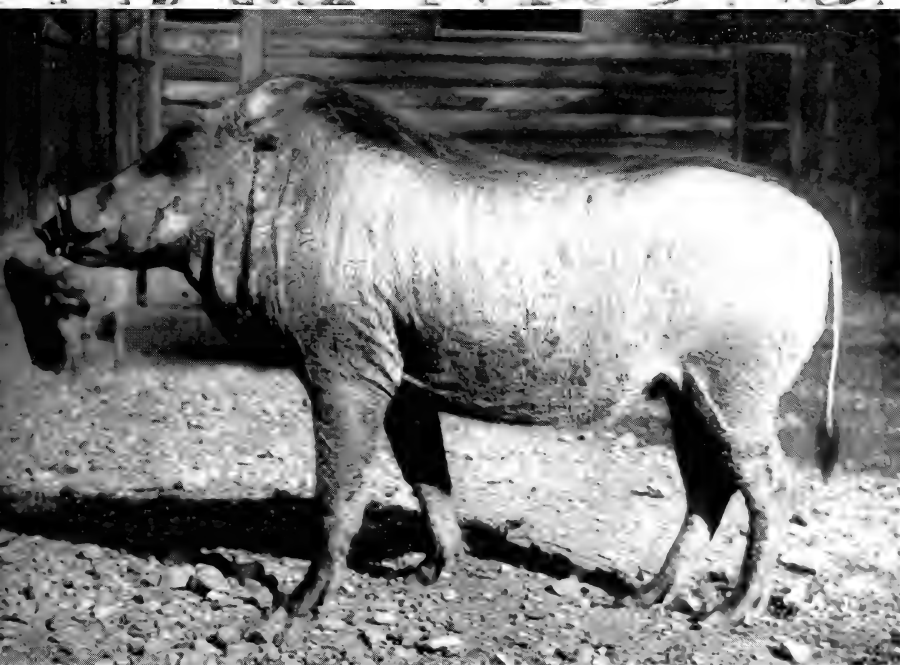


FIG. 6.

Phacochère mâle, type occidental, 2 ans et 3 mois.



FIG. 7.
Emplacement de brousse près de Mofu labouré par des Phacochères.



FIG. 8.
Phacochères mangeant agenouillés.



FIG. 9.
Entrée d'un terrier d'Oryctérope utilisé par des Phacochères.



FIG. 10 et 11.

Familles de Phacochères à 4 et 6 petits, de près d'un an (Nairobi National Park).

FIG. 12.

Phacochère ♂ en fuite, queue dressée et houppe flottante (Steppe du Serengeti).

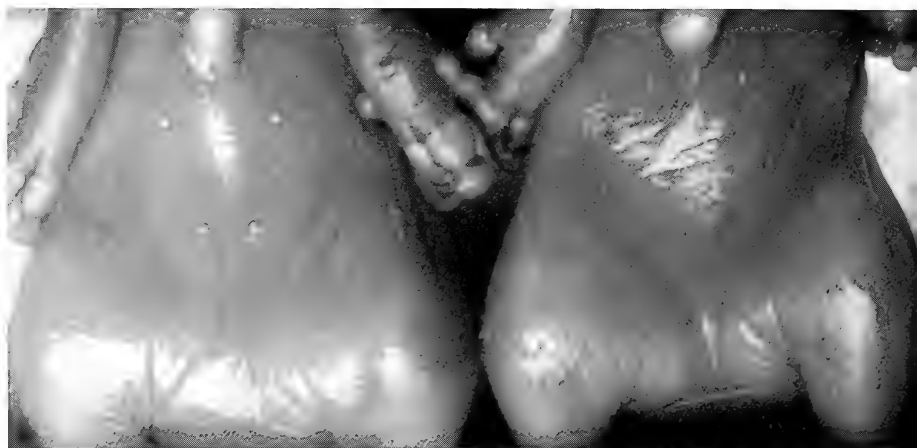


FIG. 13.
Embryons de Phacochères, à gauche 2 ♂♂, à droite 2 ♀♀.



FIG. 14.
Tête ♂ (à gauche) et ♀ d'embryon, callosité carpienne.

15



16



FIG. 15.

Organes génitaux externes ♂ (à gauche) et ♀, d'embryons du début d'août, 4 mamelons.

FIG. 16.

Champ scrotal et pénis d'un embryon mâle plus avancé que fig. 15.

FIG. 17.

Vue postérieure d'un embryon ♀ avec anus, clitoris, queue et callosités sous-calcanéennes.

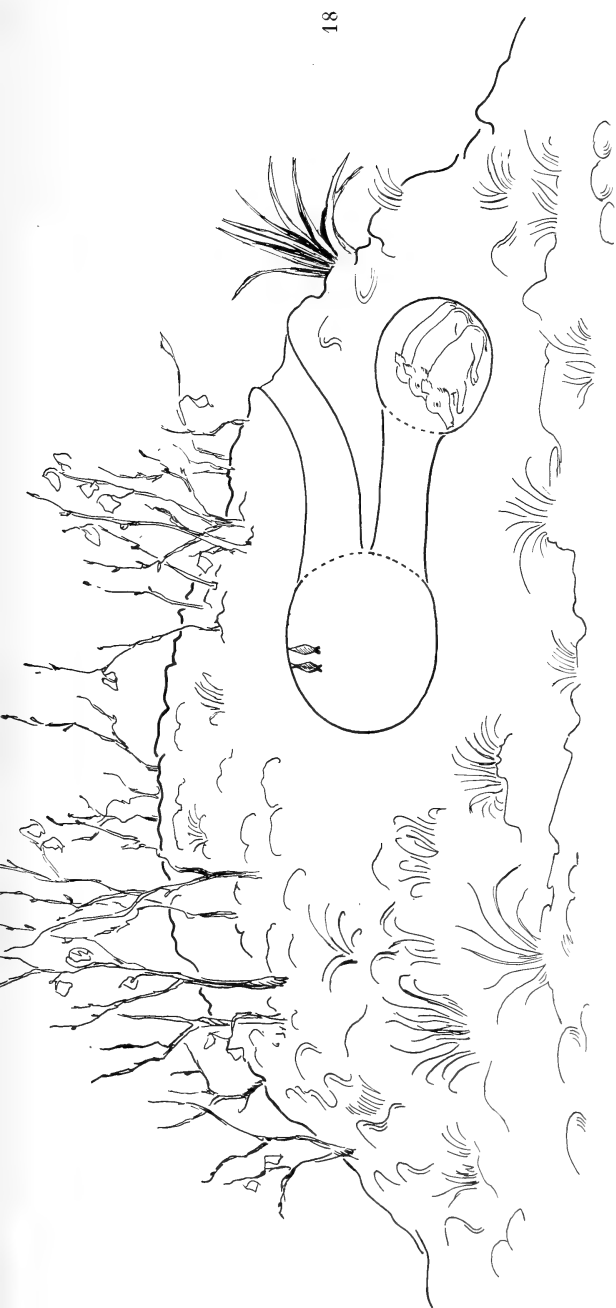


FIG. 18.
Reconstruction de la termitière de Mofu, contenant le terrier-pouponnière
avec trois marcassins; au plafond de la chambre principale : deux chauves-souris.

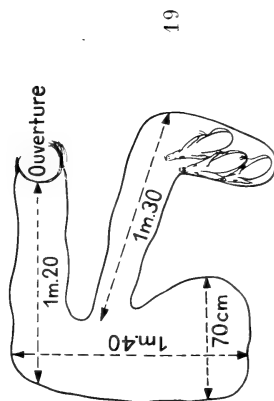


FIG. 19.
Même terrier vu en plan.



FIG. 20.
Les trois marcassins déterrés près de Mofu.



FIG. 21.
Un des deux marcassins de sexe mâle.



FIG. 22.
Compagnie de Phacochères en fuite (Nairobi National Park).



Dans aucun cas on n'a pu mettre en évidence la présence de *B. duttoni*. Et lorsque nous avons injecté à 4 Phacochères des souches virulentes de *B. duttoni*, ils se sont montrés entièrement réfractaires. D'où l'on peut conclure que *Phacochoerus aethiopicus* ne pourrait pas fonctionner comme réservoir de l'agent pathogène de la fièvre récurrente africaine.

b) *Endoparasites*.

Avec la dernière constatation nous avons déjà passé des Ecto- aux Endoparasites des Phacochères. Nous pouvons ajouter que dans les nombreux frottis que nous avons examinés nous n'avons pas trouvé un seul parasite du sang. Par contre, chaque Phacochère avait des vers intestinaux. Le professeur J. G. BAER (Neuchâtel) a eu la grande obligeance de les déterminer. Je fais suivre ici son inventaire:

CESTODES: *Moniezia mettami*. Baylis, 1934.

Parasite qui paraît caractéristique du Phacochère au Tanganyika ainsi qu'au Congo Belge.

TRÉMATODES: *Gastrodiscus aegyptiacus*. Cobbold, 1876.

Espèce très connue du Phacochère; presque toujours à profusion dans le contenu intestinal composé de matières végétales.

NÉMATODES: *Oesophagostomum mwanzae*. Daubney, 1916.

Souvent à profusion. Chez le Phacochère on a décrit plus de 14 espèces d'*Oesophagostomum* qui paraissent d'ailleurs toutes très voisines et représentent peut-être des variétés ou sous-espèces locales.

Setaria congolensis. Raillet et Henry, 1911.

Il s'agit ici d'une filaire péritonéale probablement récoltée en même temps que les parasites intestinaux.

* * *

Voilà donc mon recueil d'observations sur les Phacochères. Il ajoutera quelques détails à nos connaissances sur ce singulier Suidé de l'Afrique tropicale dont le comportement m'a si souvent fasciné et amusé au cours de nos prospections. Cette esquisse, très superficielle en bien des points, incitera peut-être d'autres voyageurs qui se rendront dans ces régions à approfondir le sujet en tenant compte aussi des différences qui pourraient exister d'une variété géographique à l'autre. Tout en me rendant compte de l'imperfection de la présente étude, je me permets de la dédier à mon cher maître, M. le professeur Emile Guyénot, en l'honneur de son soixante-dixième anniversaire que nous avons eu le plaisir de fêter cette année à Genève. Qu'il l'accepte en témoignage de ma grande admiration pour sa remarquable œuvre scientifique et de ma profonde gratitude pour tout ce qu'il a bien voulu me donner au cours de mes études et de mes travaux dans son sympathique institut de recherches. Le rayonnement kaléidoscopique de sa grande personnalité éclaire le chemin de ses élèves et leur reste toujours inoubliable.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, G. M. 1939. *Checklist of African Mammals*, Cambridge (U.S.A.)
- ANTONY, R. et CUÉNOT, L. 1939. *Les callosités carpiennes du Phacochère*. Rev. Gén. Sci. 50: 313.
- ASDELL, S. A. 1946. *Patterns of Mammalian Reproduction*. London.
- BURGDORFER, W. 1951. *Analyse des Infektionsverlaufes bei Ornithodoros moubata (Murray) und der natürlichen Übertragung von Spirochaeta duttoni*. Acta Tropica. 8: 193-262.
- COTTON, W. B. 1912. *Sport in the eastern Sudan, from Souakin, to the Blue Nile*. London. R. Ward.
- COTTON, P. H. G. P. 1902. *A sporting trip through Abyssinia*. London. R. Ward.
- 1904. *In unknown Africa*. London. Hurst and Blackett.
- CRETZSCHMAR, Ph. J. 1826. « Säugetiere » in « Atlas zu der Reise im nördlichen Afrika », von Eduard RÜPPEL. Frankfurt a/M.
- CUÉNOT, L. 1925. *L'Adaptation*. Paris, p. 237.
- 1951. *L'évolution biologique*. Paris, pp. 546-550.
- GEIGY, R. 1955. *Rund um Warzenschweine*. 82. Jahresbericht 1954 des Zoologischen Gartens, Basel.
- & HERBIG, A. 1955. *Erreger und Überträger tropischer Krankheiten*. Acta Tropica, Basel. Supplementum 6.

- GEIGY & MOOSER, H. 1955. *Studies on the Epidemiology of African Relapsing Fever in Tanganyika*. Journ. Trop. Med. and Hyg.
- HEISCH, R. B. & GRAINGER, W. E. 1950. *On the occurrence of Ornithodoros moubata Murray in burrows*. Ann. Trop. Med. & Parasitology. 44: 153-155.
- KITTENBERGER, K. 1929. *Big Game Hunting and Collecting in East Africa*. London, Arnold.
- LECHE, W. 1902. Cité d'après Cuénot, 1951.
- LYELL, W. Ed. 1913. *Life in Central Africa*.
- LÖNNBERG, E. 1908. *Remarks on some Wart-Hog Skulls in the British Museum*. Proc. Zool. Soc. London. 2: 936-940.
- PERCIVAL, B. 1924. *A Game Ranger's note Book*, London.
- SHORTRIDGE, G. C. 1934. *The mammals of South West Africa; a biological account of the forms occurring in that region*. London. Heinemann, 2 vol.
- STEVENSON-HAMILTON, J. 1912. *Animal Life in Africa*. London.
- 1947. *Animal Life in South Africa*. London.
- WALTON, G. A. 1953. *Ornithodoros moubata in Wart-Hog and Porcupine burrows in Tanganyika Territory*. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. & Hyg. 47: 410-411
-

N° 9. G. de Haller. L'isolement du symbiote intracellulaire de la Blatte (*B. germanica*) (note préliminaire).

(Travaux de l'Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Genève. Directeur: M. le professeur Guyénot.)

En témoignage de reconnaissance et de respectueuse affection, à mon maître, Monsieur le Professeur Guyénot.

L'étude d'une symbiose consiste en premier lieu à déterminer le rôle que joue chacun des partenaires en faveur de l'autre. Une condition essentielle à cette recherche est d'obtenir la dissociation de la symbiose, afin d'examiner séparément hôte et symbiote.

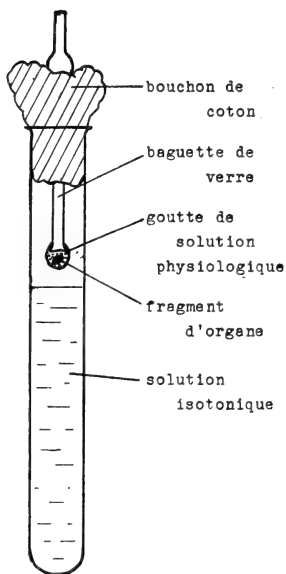


FIG. 1.

Système d'explantation de tissus en goutte pendante.

L'isolement des bactéries symbiotiques qui vivent dans certaines cellules du tissu adipeux de la Blatte a été tenté dès leur découverte par BLOCHMANN en 1887. Plusieurs auteurs ont annoncé la réussite de cultures de ces bactéries. (MERCIER 1906, GROPENGIESSER 1925, GLASER 1930.) Ils ont toujours utilisé les méthodes classiques de la bactériologie: bouillon, gélose, pomme de terre, lait, etc. De nombreux autres chercheurs n'ont pas obtenu ces cultures et contestent énergiquement les résultats des précédents. (JAVELLY 1914, HERTIG 1921, STEINHAUS 1945, entre autres.)

Plus récemment GUBLER (Zurich 1947) fit des essais systématiques sur les milieux les plus divers, sans aucun résultat. En revanche KELLER, élève de KOCH (Munich 1950), dit avoir cultivé des symbiotes de Blatte sur milieu de gélose à l'acide urique. J'ai tenté de répéter cette

expérience, mais en vain. Le compte rendu de mes essais paraîtra dans ma thèse: « La symbiose intracellulaire de la Blatte *B. germanica* » (Université de Genève).

Des injections de suspensions provenant du broyage d'organes porteurs de symbiotes (corps adipeux et ovaires), de même que des greffes d'organes symbiotiques entiers sur des Orthoptères d'autres familles, n'ont permis aucune prolifération de ces bactéries. On assiste au contraire à une destruction rapide des symbiotes inoculés. C'est également en vain que GUBLER avait fait de semblables essais en 1947.

On est amené à supposer que les bactéries symbiotiques ne peuvent ni vivre ni se multiplier en dehors des strictes conditions de la symbiose.

La question se pose dès lors de savoir ce qu'il advient des symbiotes dans le tissu de l'hôte mort. Un examen sur l'animal entier est impossible du fait de l'infection immédiate de l'insecte mort par des bactéries étrangères et des champignons. J'ai donc explanté aseptiquement des fragments de tissus symbiotiques de Blattes vivantes sur des milieux artificiels, afin d'en observer la dégénérescence et le comportement des symbiotes.

PREMIÈRE SÉRIE

Pour commencer je fis des explantations en goutte pendante. Des baguettes de verre d'une longueur de 10 cm. et de 4 mm. d'épaisseur servaient de support. Elles comportaient au tiers supérieur de leur longueur un renflement, et leur extrémité inférieure était légèrement élargie. Une bande de coton enroulée autour de la baguette, en dessous du renflement, constituait un bouchon qui pouvait s'adapter à une éprouvette. Je suspendais une goutte de liquide physiologique au bout inférieur de la baguette, et, au moyen d'une pipette, plaçais un fragment de tissu dans cette goutte. La baguette était alors placée dans le col d'une éprouvette, où elle était maintenue par son bouchon de coton. L'éprouvette elle-même était remplie, jusqu'à 1 cm. au-dessous de la goutte pendante, d'une solution de NaCl, isotonique au liquide physiologique, pour prévenir un dessèchement du système (voir fig. 1). Cette méthode permet d'éviter toute contamination extérieure.

Le liquide physiologique employé pour cette expérience était fait, selon une indication de LOCKE-LEWIS, de la manière suivante: NaCl 0,7 g.; KCl 0,042 g.; CaCl_2 0,025 g.; NaHCO_3 0,02 g.; dextrose 0,25 g.; eau dist. 90 cc.

RÉSULTAT.

Si le tissu adipeux résiste assez longtemps à la dégénérescence dans une goutte de liquide physiologique aseptique, et qu'après 6 jours une altération notable ne s'y manifeste pas, les fragments d'ovaire au contraire dégénèrent. Le protoplasme des ovocytes perd son homogénéité, de nombreuses vacuoles s'y creusent. Déjà 5 jours après l'explantation les ovocytes sont presque complètement détruits et la couche des cellules folliculaires ne présente plus sa structure histologique nette.

Or dans les tubes ovariens ainsi dégénérés d'un fragment d'ovaire explanté, les bactéries symbiotiques se sont multipliées. La couche que les symbiotes forment autour de chaque ovocyte était disproportionnée et atteignait au moins le quadruple de son épaisseur normale. Les bactéries avaient pénétré dans la couche folliculaire, ce qui ne s'observe jamais dans des conditions normales (fig. 2, B).

Il y a donc là une dissociation des symbiotes et de leur hôte. Les bactéries ne se trouvent plus sous le contrôle de l'insecte et prolifèrent aux dépens de ses tissus.

DEUXIÈME SÉRIE

Cette expérience comporta l'explantation de 48 organes sur quatre milieux légèrement différents, tous à base de gélose.

Le milieu était fait d'agar à 1% dans l'eau, et de 0,1% d'acide urique. L'adjonction de substances nutritives était de 0,5% soit de peptone, soit de glucose, soit de chacun de ces deux produits; le quatrième milieu n'en comportait point.

Les fragments d'organe étaient placés dans de petites cavités creusées à la surface du milieu solidifié, dont la forte teneur en eau évitait le dessèchement du tissu. Je faisais périodiquement des sondages sur l'état des symbiotes au moyen de prélèvements.

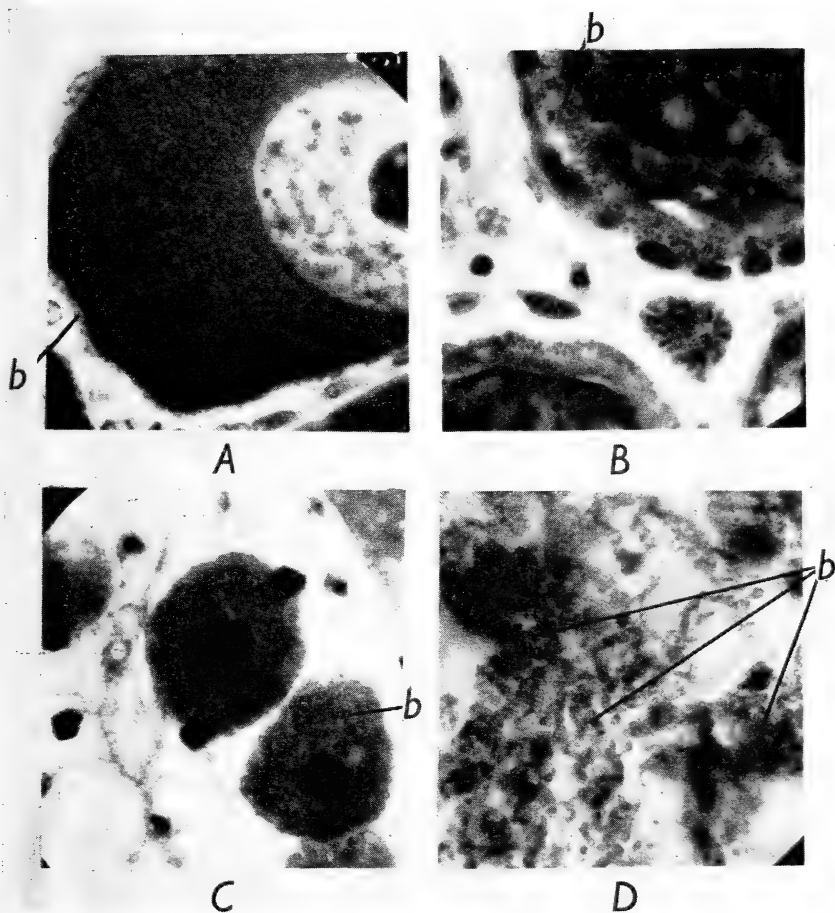


FIG. 2.

- A. Couche mince de bactéries symbiotiques à la surface des ovocytes dans l'ovaire normal. *b*: bactéries.
- B. Couche épaisse et envahissante de ces mêmes bactéries dans l'ovaire dégénéré.
- C. Deux cellules à bactéries (bactériocytes) telles qu'on les trouve dans le corps adipeux normal. *b*: bactéries.
- D. Fragment de corps adipeux explanté. Les bactéries se multiplient dans le tissu dégénéré.

Après un laps de temps allant de 7 à 39 jours, ces fragments d'organes étaient fixés au fixateur de Bouin, puis coupés et colorés. En général, avant de fixer l'explantat, j'en faisais un dernier prélèvement qui m'indiquait immédiatement sur un frottis:

si les symbiotes existaient encore dans l'organe, et dans quel état ils étaient,

si le fragment avait été la proie de microorganismes étrangers.

Les coupes, d'autre part, me montraient:

l'état du tissu symbiotique,

la disposition des symbiotes à l'intérieur de l'organe.

RÉSULTAT.

13 pièces, soit 3 fragments de corps adipeux et 10 ovaires, sont inutilisables.

Dans 12 cas, les symbiotes sont morts ou ont disparu, dans un tissu mort.

6 fragments de tissu semblent avoir survécu jusqu'au moment de leur fixation. La présence de symbiotes en bon état y est donc normale.

Dans 9 fragments dégénérés, les symbiotes ont subsisté, sans qu'il soit possible de prouver leur état de vie.

Enfin 8 organes, dégénérés, présentent des bactéries vivantes.

On remarque que dans aucun cas les bactéries n'ont disparu ni ne sont mortes tant que le tissu restait en bon état.

Les seules pièces intéressantes du point de vue d'une dissociation de la symbiose, sont celles où l'on assiste à la survie des symbiotes dans un tissu dégénéré. La durée de l'expérience pour les huit cas qui entrent dans cette catégorie est la suivante:

ovaire:	1 cas de 39 jours.
corps adipeux:	1 cas de 14 jours.
	1 cas de 15 jours.
	3 cas de 21 jours.
	1 cas de 34 jours.
	1 cas de 39 jours.

Quatre de ces fragments (14, 15 et deux fois 21 jours) prouvent que les symbiotes ne se contentent pas de survivre dans l'organe mort, mais s'y multiplient activement. C'est en quelque sorte à une pullulation que l'on assiste. Les bactériocytes (cellules à bactéries) ayant perdu leur membrane, les symbiotes se répandent dans les cellules voisines et dans tout le tissu (fig. 2, D).

Enfin le fragment de corps adipeux resté 39 jours en explantation présente, sur frottis, des figures typiques de multiplication des bactéries.

Dans l'ovaire, la survie des symbiotes se manifeste de la même manière que dans la première série (goutte pendante).

Jamais les bactéries ne sont sorties du tissu symbiotique pour proliférer sur le milieu artificiel. Les colonies qui se formaient parfois autour d'un fragment d'organe ont toujours pu être reconnues comme étrangères à la symbiose.

Cette expérience confirme donc les résultats des explantations en goutte pendante.

CONCLUSION

Ces observations établissent que les bactéries symbiotiques de la Blatte peuvent survivre au tissu symbiotique, se multiplier à ses dépens, vivre en dehors des conditions normales de la symbiose. Dans cette mesure, nous pouvons parler d'une dissociation de cette symbiose, d'un premier pas vers l'isolement du symbiote.

OUVRAGES CITÉS

- BLOCHMANN, Fr. 1887. *Ueber das regelmässige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten*. Z. Biol. 24 (N. F. 6).
- 1892. *Ueber das Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten*. Zbl. Bakt. 11.
- BUCHNER, P. 1953. *Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Microorganismen*. Verl. Birkhäuser, Basel/Stuttgart.
- GLASER, R. W. 1930. *On the isolation, cultivation and classification of the so-called intracellular « symbionts » or « Rickettsia » of Periplaneta americana*. J. exper. Med. 51.

- GROPENGIESSER, C. 1925. *Untersuchungen über die Symbiose der Blattiden mit niederen pflanzlichen Organismen*. Zbl. Bakt. 64.
- GUBLER, H. U. 1947. *Versuche zur Züchtung intracellulärer Insekten-symbionten*. Dissertation, Zürich, et Schweiz. Zeitschr. Path. u. Bakt. 11.
- HERTIG, M. 1921. *Attempts to cultivate the bacteroids of the Blattidae*. Biol. Bull. 41.
- JAVELLY, E. 1914. *Les corps bactéroïdes de la Blatte (Periplaneta orientalis) n'ont pas encore été cultivés*. C. R. Soc. Biol. 77.
- KELLER, H. 1950. *Die Kultur der intracellulären Symbionten von Periplaneta orientalis*. Z. Naturf. 5 b.
- MERCIER, L. 1906. *Les corps bactéroïdes de la Blatte (Periplaneta orientalis): Bacillus cuénoti n. spec.* C. R. Soc. Biol. 61.
- STEINHAUS, E. A. 1946. *Insect Microbiology*. Comstock Publishing Co., Ithaka.

On trouvera une bibliographie très complète sur la symbiose bactérienne intracellulaire des Blattes dans BUCHNER 1953.

N° 10. **Vassili Kiortsis.** Le territoire embryonnaire de la patte antérieure du *Triton* étudié par les greffes hétéroplastiques ¹. Avec 8 figures dans le texte.

(Travaux de l'Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée de l'Université de Genève. Directeur: M. le professeur E. GUYÉNOT.)

SOMMAIRE

	Pages
1. INTRODUCTION	171
2. MATÉRIEL — TECHNIQUE	173
3. EXPÉRIENCES	174
1. <i>Série C</i>	175
2. <i>Série C'</i>	178
a) Réactions pures	178
b) Réactions mixtes	183
4. DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS	186
5. AUTEURS CITÉS	188

1. INTRODUCTION

Dans une publication antérieure (KIORTSIS, 1953) j'avais montré que le territoire de la patte antérieure du Triton adulte, avec ses zones caractéristiques, découvertes par GUYÉNOT (1946, 1948), existait aussi chez l'embryon.

Cette démonstration fut rendue possible grâce à deux faits:

1° La zone C du territoire « patte antérieure » ² est caractérisée par la formation de membres de latéralité inverse et duplicaturés;

¹ Travail exécuté grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinzi professoris auspiciis ».

² Je rappelle brièvement les subdivisions du territoire « patte antérieure »: Zone A, entourant la base du membre, produit des extrémités simples et harmoniques comme le membre lui-même. Zone B, limitrophe de la crête dorsale; les pattes formées sont de latéralité conforme au côté envisagé mais inverties, avec le pli du coude dorsal. Zone C, située entre les deux précédentes: donne naissance à des membres, dans la règle, duplicaturés; le composant primaire est toujours dysharmonique, de latéralité inverse du côté envisagé; les autres sont en miroir sur le primaire.

- 2° Cette zone, qui normalement ne participe pas à la formation de l'extrémité, peut, après transplantation à la place de l'ébauche du membre, former une patte avec les caractères morphologiques de la zone C énoncés plus haut.

Mes expériences d'alors supposaient qu'il y avait:

- 1° Action inductrice ou, du moins, situation privilégiée du lieu d'implantation, en absence de matériel formateur du membre. C'est grâce à cette induction ou situation privilégiée que la zone C transplantée pouvait y exprimer ses potentialités morphogènes;
- 2° Certitude quant à l'origine des formations obtenues au niveau de la greffe.

La première condition a été réalisée par la suppression préalable de l'ébauche normale du membre, le nettoyage soigné de toutes les cellules mésodermiques, et le recouvrement de la plaie par du tissu étranger (zone C d'un autre embryon). D'après HARRISON (1918), il devrait en résulter une réduction considérable du pourcentage des membres formés. Malgré cela, le nombre de réactions positives fut d'environ 70%.

Quant à la deuxième condition, sa réalisation était plus aléatoire. En effet, les greffes étant homoplastiques, seule la persistance de leur coloration vitale au bleu de Nil permettait la délimitation des transplants et la reconnaissance de l'origine des structures formées. Mais la conservation du colorant est toujours de courte durée et il y a parfois diffusion aux tissus adjacents de l'hôte.

Evidemment l'orientation inversée et la duplication, caractéristiques de la zone C chez l'adulte et la larve, m'autorisaient à considérer à priori toute formation de ce genre comme résultant d'une morphogénèse à partir du transplant. Mais c'était aussi ce qu'il fallait prouver, ce qui rendait l'interprétation délicate.

Toutes ces considérations m'ont amené à utiliser cette fois-ci une autre méthode: au lieu de greffer la zone C de *T. cristatus* sur des embryons de la même espèce, je l'ai transplantée sur d'autres espèces de Tritons. Des embryons de *T. taeniatus* et de *T. alpestris* m'ont servi comme hôtes.

La différence naturelle de coloration entre le donneur (*T. cristatus*), non pigmenté et de couleur jaune verdâtre, et les hôtes

(*T. taeniatus* et *T. alpestris*), pigmentés respectivement en brun clair ou foncé, permettait pendant longtemps une délimitation précise de la greffe et rendait superflue la coloration au bleu de Nil. Plus tard, des différences morphologiques considérables entre les extrémités de l'hôte et celles du donneur suffisaient pour en reconnaître avec certitude l'origine.

Bref, tous les avantages de la greffe hétéroplastique contribuaient à une étude plus rationnelle du problème et donnaient une certitude plus grande dans l'appréciation des résultats.

Cette recherche a été effectuée à l'Institut de Zoologie de l'Université de Genève, sous la bienveillante direction de M. le professeur E. GUYÉNOT. Je désire exprimer ici ma profonde gratitude à ce maître incomparable pour son aide, ses judicieux conseils, ses encouragements. Qu'il veuille bien accepter, à l'occasion de son 70^e anniversaire, ce travail comme un humble témoignage de respect, d'admiration et de fidèle attachement.

2. MATÉRIEL — TECHNIQUE

Les embryons utilisés provenaient de pontes obtenues au laboratoire. Les couples reproducteurs de *T. cristatus* étaient d'origine italienne. Ceux de *T. taeniatus* et de *T. alpestris* furent capturés aux environs de Genève. Parmi les *T. taeniatus* utilisés il y avait quelques *T. palmatus (helveticus)*. Les différences entre ces deux espèces étant insignifiantes, je n'en ai pas tenu compte lors de l'appréciation des résultats.

Il n'existe pas de tables de normalisation pour le développement de *T. cristatus*; j'ai donc employé celles que HARRISON a établi pour *Amblystoma punctatum* (RUGH, 1952). Pour *T. taeniatus* j'ai utilisé les tables de GLAESNER (1925) et pour *T. alpestris* celles de KNIGHT (1938). Chaque fois que j'aurai à indiquer le stade d'un embryon, j'ajouterai à côté du chiffre la lettre H pour les stades de HARRISON, G pour les stades de GLAESNER et K pour ceux de KNIGHT.

La technique opératoire n'a pas beaucoup varié par rapport à celle que j'utilisai pour mes greffes homoplastiques (KIORTSIS, 1953): L'ébauche présomptive du membre antérieur d'un embryon de *T. taeniatus* ou *alpestris*, au stade bourgeon caudal, est suppri-

mée. A sa place on met une greffe provenant d'un embryon de *T. cristatus* du même âge et qui comprend la région immédiatement dorsale à cette ébauche: tiers supérieur du pronéphros, mésenchyme diffus, somites 3,4 et 5 en totalité; le tout recouvert par de l'épiblaste. La seule différence avec les greffes homoplastiques de 1953 était la suivante: dans celles-là je ne greffais que la région prospective de la zone C du territoire. Dans les greffes hétéroplastiques, le rectangle transplanté, de taille plus grande, comprenait toute la région entre le disque formateur du membre et la ligne médiadorsale, donc les zones prospectives A, C et B.

Les transplantations sont toutes homopleurales, dorsodorsales, antéroantérieures et, dans la règle, faites du côté droit.

L'addition d'antibiotiques aux solutions a éliminé d'emblée toute infection bactérienne. La mortalité post-opératoire descendit à 0%. De même, le maintien des opérés pendant les douze heures qui suivent l'opération à une très basse température (+ 8° C.) a grandement favorisé la reprise rapide et complète des greffons.

Des observations fréquentes et des dessins à la chambre claire, après anesthésie dans une solution de MS 222¹ (1:3000), ont permis de suivre l'évolution du transplant. Quand le troisième doigt apparut (parfois plus tard), une partie des embryons a été fixée au Bouin en vue d'une étude histologique. Le reste a été fixé au Kaiserling pour une conservation *in toto*.

3. EXPÉRIENCES

J'ai fait deux séries de transplantations. Dans la première, j'ai utilisé comme hôtes des embryons de *T. taeniatus* (série C). Dans la seconde, des embryons de *T. alpestris* (série C').

Je dois signaler, dès maintenant, une différence remarquable entre les deux séries. La première se singularise par le faible pourcentage de formations complètes et par une fréquence élevée d'absences de réaction (voir tableau I). Pour la série C' où ce fut *T. alpestris* qui a servi comme hôte, c'est l'inverse: La formation d'extrémités complètes prédomine; les réactions faibles ou nulles font défaut.

¹ Je remercie la maison Sandoz S.A., de Bâle, qui m'a gracieusement fourni cet anesthésique.

TABLEAU I.

	Série C Hôte: <i>T. taeniatus</i>	Série C' Hôte: <i>T. alpestris</i>	Total
Embryons opérés	9	11	20
Extrémités complètes . . .	2	10	12
Formations hypotypiques .	1	1	2
Bourgeons sans évolution .	3	—	3
Pas de réaction	3	—	3

Voici la description de quelques cas particulièrement démonstratifs:

1. SÉRIE C.

C 3. Opéré le 12.IV.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 30 H); hôte: *T. taeniatus* (st. 26 G). Deux jours après l'opération (fig. 1A), la greffe, d'un jaune clair, bien visible sur le fond pigmenté de l'hôte, présente déjà un épaissement. Le 23.IV.1955, donc neuf jours plus tard, cette éminence donne naissance à un bourgeon de patte, dirigé en avant. Malheureusement, ce bourgeon, qui conserve son orientation primitive, n'évolue plus (fig. 1B). L'animal meurt le 4.V.1955. Il est immédiatement fixé au Bouin.

Ce cas est représentatif des réactions faibles ou nulles qu'on rencontre si souvent quand l'hôte est *T. taeniatus*. La greffe avait bien pris et le bourgeon formé à ses dépens montre une orientation dysharmonique, caractéristique de la zone C de *T. cristatus*. S'il avait pu évoluer, il aurait sans doute donné naissance à une patte gauche.

C 5. Opéré le 12.IV.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H); hôte: *T. taeniatus* (st. 24/25 G.). Le 14.IV.1955, la greffe se situe juste derrière le bourgeon régénérant l'extrémité normale de l'hôte (fig. 1C). L'évolution de ce bourgeon est curieuse: Il se dédouble (fig. 1D, E); en direction postérieure on aperçoit une autre éminence, tachetée de gros chromatophores du *T. cristatus*. Il s'agit indiscutablement du transplant. Finalement, il y a formation d'une patte anormale, partiellement duplicaturée et dont l'asymétrie n'a pas pu être déterminée avec certitude. Derrière elle, il persiste

une région rétrécie, représentant le greffon (fig. 1F, G). Animal fixé le 4.V.1955 au Bouin.

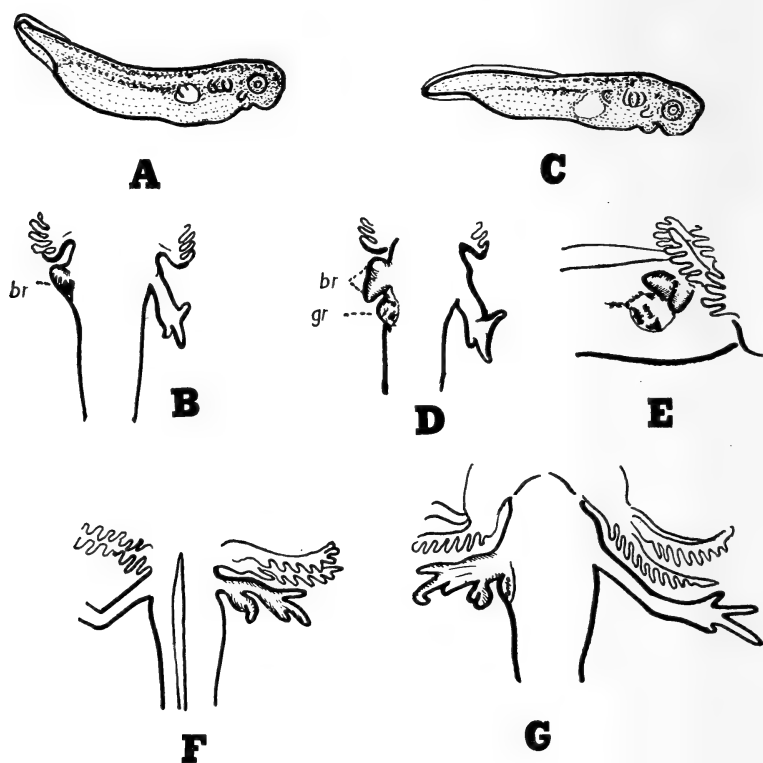


FIG. 1.

A et B: Dessins à la chambre claire du n° C 3.

A = le 14.IV.1955; B = le 24.IV.1944, vue ventrale; br = bourgeon.

C, D, E, F et G: Dessins à la chambre claire du n° C 5.

C = le 14.IV.1955; D = le 24.IV.1955, vue ventrale; br = bourgeon dédoublé; gr = greffe; E = vue latérale; F = le 4.V.1955, vue dorsale; G = vue ventrale.

L'intérêt de ce cas réside dans le fait qu'il y a eu incontestablement régénération de l'extrémité normale de l'hôte. Toutefois, il s'est fait un dédoublement d'un type assez particulier. Il se peut que la duplicature ait résulté de la perturbation causée par l'opération dans la structure de l'ébauche normale. Mais on peut penser aussi à une action duplicatrice de la greffe, qui se trouvait à proximité immédiate. Cette greffe est en effet constituée par le

tissu péribrachial dorsal qui, d'après SWETT (1945), favoriserait la duplicature chez l'Amblystome.

C 9. Opéré le 13.IV.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 30 H.) (coloré au bleu de Nil); hôte: *T. taeniatus* (st. 25 G). Trois jours après l'opération, le greffon, qui occupe toute la région de l'ébauche prospective du membre de l'hôte, présente un épaissement

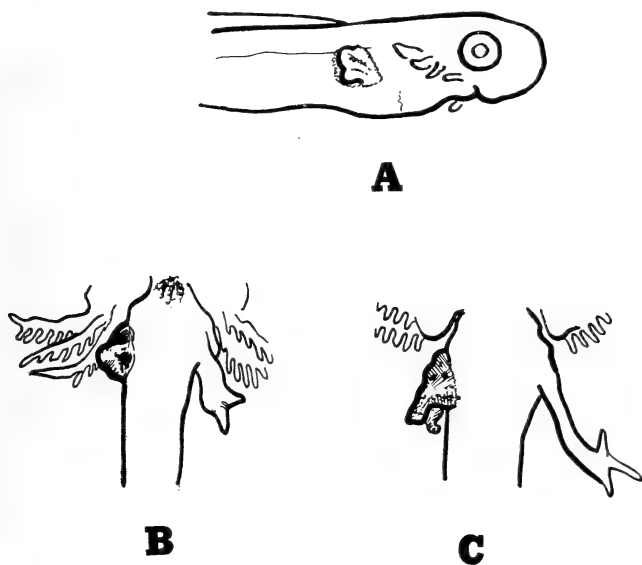


FIG. 2.

Dessins à la chambre claire du n° *C 9* (17 ×).

A = le 16.IV.1955; B = le 24.IV.1955, vue ventrale; C = le 4.V.1955, vue ventrale.

postérieur (fig. 2A). Il s'agit d'un bourgeon dirigé latéralement. Le 25.IV.1955, ce gros bourgeon se trouve inséré sur une base large, tachetée de chromatophores de *T. cristatus* (fig. 2B). Finalement c'est une double formation hypotypique (fig. 2C) qui reste longtemps sans évolution. Animal fixé au Bouin le 5.V.1955.

On peut rapprocher ce cas de *C 3*. Même orientation dysharmonique du bourgeon, même arrêt précoce de la différenciation morphologique. Toutefois, ici, la morphogénèse a été poussée plus loin: le bourgeon s'est dédoublé; il s'est allongé, formant deux palettes hypotypiques.

Dans l'ensemble, les résultats de transplantation du territoire patte de *cristatus* sur *taeniatus* furent décevants. Le faible pourcentage d'extrémités complètement formées ne permet pas de dire quelles sont les potentialités morphogènes de la région greffée. Néanmoins, il y a des indications précieuses: une seule régénération de membre de l'hôte. Chaque fois que la nature et l'orientation des structures formées ont pu être reconnues avec certitude, il s'agissait de bourgeons ou de formations de *cristatus*, reconnaissables par leur absence de pigment, leur orientation, le dessin particulier de leurs chromatophores.

2. SÉRIE C'.

a) Réactions pures.

C' 111. Opéré le 11.V.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H.); hôte: *T. alpestris* (st. 21/22 K.). La greffe occupe toute la région du disque formateur du membre (fig. 3A). Le 16.V.1955, le transplant est encore bien visible; on y aperçoit deux élévations qui sont peut-être des bourgeons. Le 23.V.1955, il y a deux bourgeons dont le plus antérieur et ventral est normalement orienté (adduction postérodorsale). 25.V.1955: ce bourgeon ventral évolue en palette, tandis que le bourgeon dorsal et postérieur reste au stade de cône. 31.V.1955: formation d'une extrémité plus grosse que celle du côté témoin. C'est une patte harmonique de *T. cristatus* à très longs doigts (fig. 3B). Le bourgeon postérodorsal reste involué sous forme d'une élévation hémisphérique. Animal fixé le 14.VI.1955.

La réaction morphogène de cette greffe: formation d'une patte de *cristatus* simple et harmonique, est typique de la zone A, c'est-à-dire du territoire qui entoure, chez l'adulte, la base du membre. Quant au bourgeon secondaire, resté sans évolution, il s'agit très probablement d'une réaction de la zone C greffée, qui n'a pas pu s'exprimer pleinement.

C' 108. Opéré le 11.V.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H.); hôte: *T. alpestris* (st. 21/22 K.). Le bord ventral de la greffe est légèrement déchiré mais son emplacement est bon (fig. 4A). 16.V.1955: bourgeon normalement orienté qui prend naissance près du bord supérieur du transplant. 23.V.1955: apparition d'un second bourgeon. 25.V.1955: les limites de la greffe sont encore

bien visibles. Le second bourgeon a presque disparu. Le premier a évolué en une palette présentant l'indication de deux doigts (fig. 4B). Ayant apparu plus tard, elle est plus petite et moins différenciée que la palette témoin d'*alpestris*. Cela ne l'empêche pas

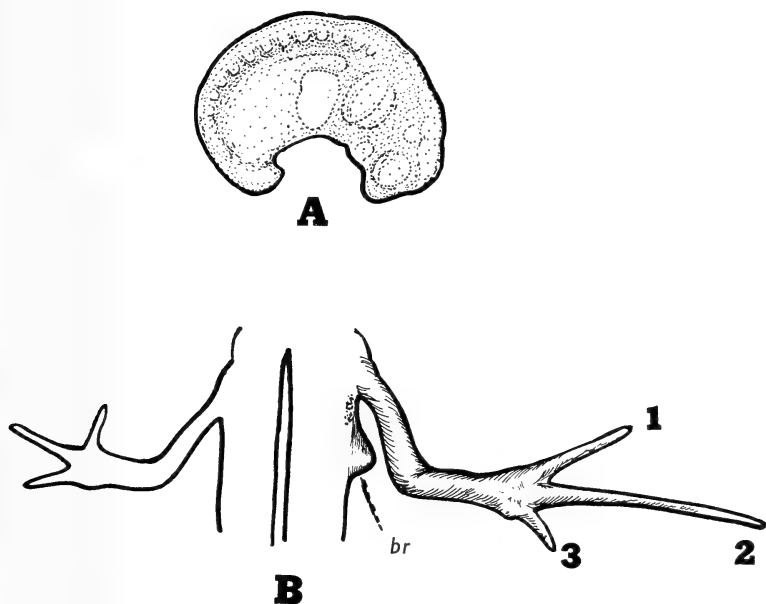


FIG. 3.

Dessins à la chambre claire du n° C' 111 (13 ×).

A = l'hôte après l'opération; la plage incolore représente la greffe; B = le 14.VI.1955, vue dorsale; br = bourgeon involué.

de former une extrémité plus vigoureuse que le membre normal d'*alpestris* (fig. 4C). 31.V.1955: il s'agit, sans doute possible, d'une patte de *T. cristatus* simple et harmonique avec son premier doigt partiellement dédoublé. A sa base on aperçoit une petite formation arrondie: c'est tout ce qui reste du bourgeon secondaire.

Ce cas est analogue au précédent: Patte de *cristatus*, simple et harmonique, donc réaction de la zone A du territoire. La présence d'un doigt bifurqué n'est pas une véritable duplication. C'est plutôt une tendance vers le dédoublement qui se manifeste parfois à la région frontière entre les zones A et C (cf. GUYÉNOT et coll., 1948,

pp. 46, 56). La taille de cette extrémité qui avait toutes les caractéristiques de *cristatus* (forme des doigts, pigmentation, etc.) est réduite par rapport à celle de *C' 111*. Les facteurs de nutrition n'entrant pas en ligne de compte, on doit penser à une insuffisance du matériel formateur.

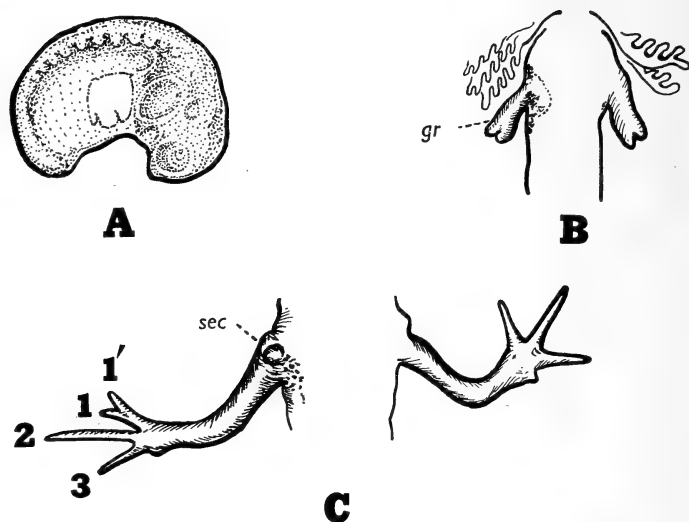


FIG. 4.

Dessins à la chambre claire du n° *C' 108* (14 ×).

A = l'hôte après l'opération; B = le 25.V.1955, vue ventrale; gr = greffe;
C = le 14.VI.1955, vue ventrale; 1, 1' = premier doigt dédoublé;
sec = bourgeon secondaire.

C' 110. Opéré le 11.V.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H.); hôte: *T. alpestris* (st. 21/22 K.). Toute la région du disque formateur de membre est recouverte par le greffon (fig. 5A). Le 23.V.1955, apparition de deux bourgeons en position plutôt ventrale. Le 25.V.1955, apparition d'un troisième bourgeon. On a ainsi, provenant du greffon: une première formation ayant l'aspect d'une volumineuse palette pigmentée (I); derrière elle un second bourgeon non pigmenté (II) et, plus dorsalement, surplombant la première palette, un troisième bourgeon jeune et transparent (fig. 5B). 31.V.1955: les formations I et III ont subi une fusion partielle. Le I a formé trois doigts, tandis que le III n'en produit qu'un seul,

faisant vis-à-vis au premier doigt du I. Il s'agit donc d'une duplication radiale. La formation II, mince et allongée, dirigée en arrière, ne différencie qu'un seul doigt.

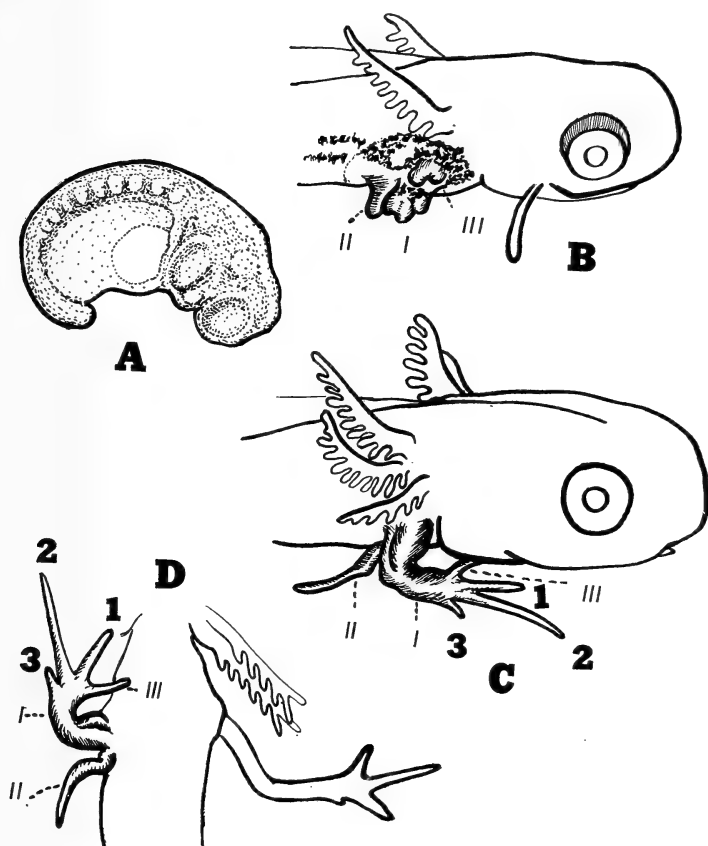


FIG. 5.

Dessins à la chambre claire du n° C' 110 (14 ×).

A = l'hôte après l'opération; B = le 25.V.1955; I = composant primaire; II = composant secondaire; III = composant tertiaire; C = le 14.VI.1955, vue latérale; D = vue ventrale.

Au moment de la fixation (14.VI.1955), on est en présence d'une triplicature partielle (fig. 5C et D). Le composant primaire est une patte dirigée en avant, la face palmaire tournée vers l'extérieur et un peu ventralement. Les doigts sont sur un plan frontal.

C'est une patte gauche qui a subi une torsion autour de son axe proximodistal. Il y a un doigt supplémentaire, seul reste du composant III. Le composant II à un seul doigt est toujours dirigé en

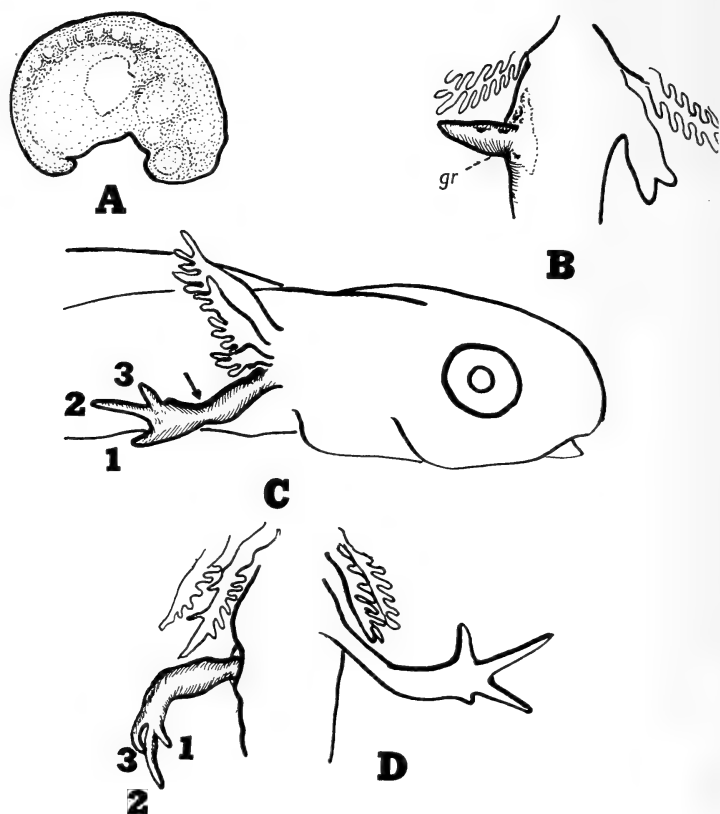


FIG. 6.

Dessins à la chambre claire du n° C' 109 (14 ×).

A = l'hôte après l'opération; B = le 25.V.1955, vue ventrale; gr = greffe;
C = le 14.VI.1955, vue latérale, la flèche indique le pli du coude; D = vue ventrale.

arrière. Sa posture indique qu'il est en miroir sur le I, mais la duplication ici est cubitale.

Le cas décrit illustre la réaction de la zone C du territoire: formations multiples, composant primaire dysharmonique.

C' 109. Opéré le 11.V.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H.); hôte: *T. alpestris* (st. 21/22 K.). Bon emplacement du greffon (fig. 6A). Le 16.V.1955, on voit apparaître sur la greffe, près de son bord dorsal, un bourgeon. 23.V.1955: les limites du transplant sont encore bien reconnaissables. Le bourgeon grandit et son axe proximodistal est perpendiculaire à l'axe céphalocaudal du corps de l'hôte (fig. 6B). 31.V.1955: le pli du coude est dorsal. Au moment de la fixation (14.VI.1955), la formation est une patte simple, de latéralité droite mais i n v e r t i e (fig. 6C et D). La taille de cette extrémité est réduite, même par rapport au membre témoin. Ici, on est en présence d'une réaction typique de la zone B.

b) *Réactions mixtes.*

C' 106. Opéré le 11.V.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H.); hôte: *T. alpestris* (st. 21/22 K.). Greffe ovale (fig. 7A). Le 16.V.1955, apparition de deux bourgeons provenant du transplant. L'un est dorsal, l'autre ventral. Le 25.V.1955, la formation supérieure prend l'aspect d'une double palette, tandis que l'inférieure apparaît comme une palette de membre harmonique (fig. 7B). 31.V.1955: l'extrémité dorsale est duplicaturée et dirigée vers le haut. La ventrale est une patte simple harmonique de *T. cristatus*.

Au terme de cette évolution, on voit deux formations complètement indépendantes (fig. 7C). La dorsale est une patte duplicaturée, à cinq doigts (duplicature radiale). Le composant primaire est dysharmonique, le pli du coude en direction céphalique; le composant secondaire, en miroir sur le premier. C'est la réaction caractéristique de la zone C. La formation ventrale est une patte simple, harmonique, bien développée. C'est le type morphologique de la zone A. Les deux formations appartiennent à *T. cristatus*.

C' 105. Opéré le 11.V.1955. Donneur: *T. cristatus* (st. 29 H.); hôte: *T. alpestris* (st. 21/22 K.). Greffe un peu ventrale (fig. 8A). Le 16.V.1955, on voit apparaître deux bourgeons sur le transplant: l'un dorsal, l'autre ventral. Le 25.V.1955, il y a formation de deux palettes dirigées postérieurement (fig. 8B). La plus dorsale est tachetée de chromatophores, sans indication précise des doigts. La ventrale est une palette normale, à deux doigts, dépourvue de pigment. Le 31.V.1955, on est en présence de deux extrémités indépendantes. La dorsale dirigée en avant, la ventrale en arrière

comme une patte normale. 13.VI.1955, juste avant la fixation: l'extrémité dorsale s'est partiellement dédoublée. C'est une patte épaisse, dirigée latéralement, la face palmaire ventrale. Elle a

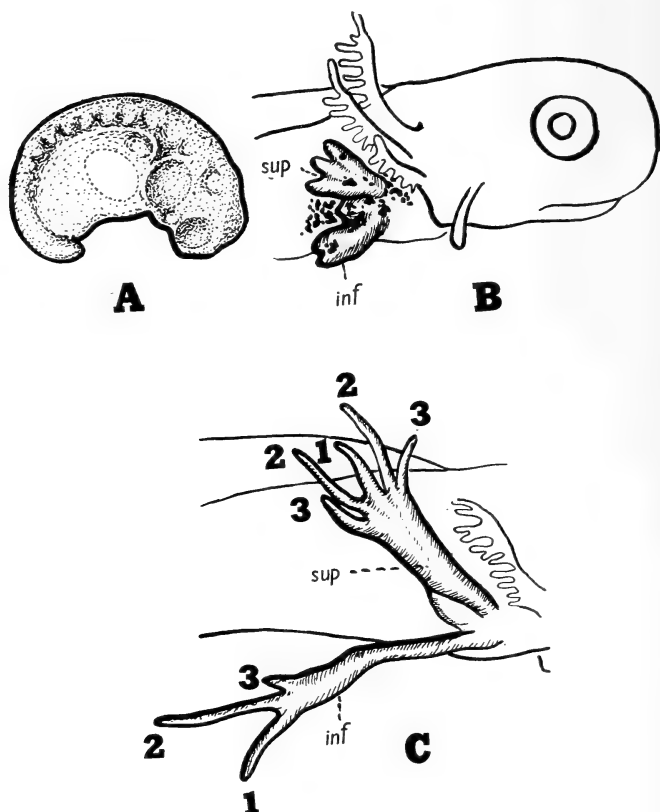


FIG. 7.

Dessins à la chambre claire du n° C' 106 (14 ×).

A = l'hôte après l'opération; B = le 25.V.1955; sup = formation supérieure; inf = formation inférieure; C = le 13.VI.1955; 2', 3' = deuxième et troisième doigt du composant secondaire.

trois doigts. Au niveau du carpe s'insère un doigt supplémentaire recourbé (S). L'asymétrie de cette formation double est difficile à reconnaître, l'autopode ayant subi une torsion secondaire. L'extrémité ventrale a évolué en une patte harmonique simple de *cristatus*. Elle est normalement orientée mais raide et immobile. C'est un membre non fonctionnel (fig. 8C et D).

On peut considérer — sous certaines réserves — la patte dupliquée dorsale comme l'expression des potentialités morphogènes de la zone C du territoire. Quant à l'extrémité ventrale, c'est une réaction typique de la zone A.

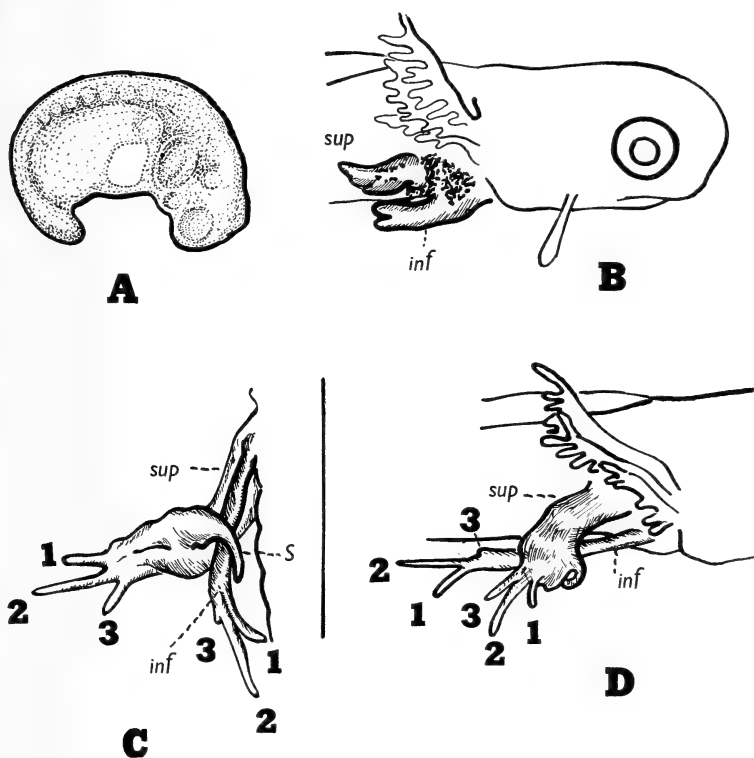


FIG. 8.

Dessins à la chambre claire du n° C' 105 (13 ×).

A = l'hôte après l'opération; B = le 25.V.1955; sup = formation supérieure; inf = formation inférieure; C = le 13.VI.1955, vue ventrale; S = doigt supplémentaire; D = vue latérale.

En définitive: La greffe du territoire patte de *T. cristatus* sur *T. alpestris* a donné des formations pures et mixtes.

Les premières peuvent appartenir à l'une des trois zones du territoire patte de l'adulte (zone A: cas n° C' 111, C' 108; zone C: cas n° C' 110; zone B: cas n° C' 109).

Les secondes sont, dans la règle, composées d'extrémités indépendantes caractérisant la zone A et la zone C du territoire (cas

n° *C' 106*, *C' 105*, etc.). Il est remarquable que le point d'apparition des membres dans les formations mixtes correspond exactement à la stratification dorsoventrale de ces zones. Les pattes duplicaturées et dysharmoniques de la zone C sont toujours dorsales par rapport aux extrémités simples et harmoniques de la zone A.

Une étude attentive des points d'apparition des différents bourgeons, dans les formations pures et mixtes, me permet d'affirmer qu'à de rares exceptions près, les ébauches qui formeront les extrémités de la zone A apparaissent au voisinage du bord ventral de la greffe, celles qui donneront naissance à des membres de la zone C, vers le milieu et celles qui produiront des pattes de la zone B, près du bord dorsal du transplant.

4. DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Le principal objectif de ces recherches était la confirmation de mes expériences antérieures. Il me semble que ce but a été atteint. L'existence chez l'embryon de *T. cristatus* d'un territoire « patte antérieure » avec ses subdivisions est maintenant un fait solidement établi. La greffe de la région située dorsalement par rapport à l'ébauche normale, sur l'emplacement de cette ébauche donne naissance à des extrémités caractérisant les zones A, C et B du territoire.

Les résultats des greffes hétéroplastiques ne corroborent pas simplement les faits observés dans les homogreffes mais les complètent et les rectifient. Pour la première fois, j'ai obtenu des membres complets appartenant à la zone B du territoire. D'autre part, beaucoup de pattes simples que je considérais autrefois comme des régénérats de l'hôte se révélèrent des formations typiques de la zone A.

Les faits nouveaux apportés par ces expériences sont les suivants:

- a) L'indépendance du territoire étudié par rapport à son substratum spécifique. Les extrémités formées sur hôte *T. taeniatus* et surtout sur *T. alpestris* avaient toutes les caractéristiques morphologiques et physiologiques de *cristatus* pour ce qui concerne la structure générale du membre et les formes particulières à chaque zone (cf. aussi GLÜCKSOHN, 1931);

b) L'apparition de formations mixtes. La puissance organoformatrice du territoire se manifeste parfois par des réactions simultanées de deux zones. Les structures réalisées n'en gardent pas moins leur indépendance morphologique et spatiale.

Si l'on considère le territoire patte du point de vue « organe », c'est un tout; si l'on regarde de plus près, on aperçoit à son intérieur une véritable mosaïque de zones dont chacune possède ses potentialités morphogènes et ceci déjà chez l'embryon. La ségrégation de ces zones au cours du développement doit avoir lieu très tôt; en tout cas avant le stade de bourgeon caudal.

Quant au problème des facteurs qui déterminent la formation préférentielle de l'extrémité *in situ*, l'image n'a pas changé depuis la dernière mise au point (KIORTSIS, 1953).

Des auteurs ont remplacé l'ébauche par du tissu ayant la compétence « patte » mais n'en faisant jamais partie au cours du développement normal. Cette expérience a été réalisée avec des tissus du flanc (SCHWIND, 1931; POLEZAYEW, 1936, 1939; TAKAYA, 1938) ou des somites (ROTMANN, 1931; YAMADA, 1938), à des stades précoces (gastrula, jeune neurula) ou avancés (bourgeon caudal), au moyen de greffes homoplastiques ou hétéroplastiques. Les résultats furent variables; leurs interprétations diverses.

ROTMANN (1931) transplante du matériel somitique de *cristatus* provenant du côté gauche à l'emplacement de l'ébauche du membre droit de *taeniatus*. Il observe la formation d'une patte harmonique ayant les caractéristiques de *cristatus*. Nous savons maintenant le pourquoi de ce résultat. Pour l'expliquer, il n'est pas besoin d'invoquer une influence régulatrice de l'hôte sur la posture du membre ainsi formé. La région transplantée faisait de toute évidence partie de la zone C du territoire gauche qui produit toujours des pattes droites.

SCHWIND (1931) essaya sans succès l'activation du mésoderme de la plaque latérale d'*Amblystoma tigrinum*, par transplantation au niveau de l'ébauche du membre d'*A. punctatum*. POLEZAYEW (1939) a eu le même insuccès avec des greffes de lame latérale d'Axolotl au niveau du membre de *T. taeniatus* et réciproquement. Par contre, il obtint la formation d'extrémités par des greffes homoplastiques sur *T. taeniatus* (1936). De même TAKAYA (1938) sur *T. pyrrhogaster*.

Il semble donc que le lieu de formation de l'extrémité normale soit un endroit privilégié qui peut induire la formation d'un membre à partir d'un matériel mésodermique compétent. Mais la réponse du mésoderme activé dépend toujours des potentialités morphogènes inhérentes et spécifiques.

POLEZAYEW a donné le nom de « facteur X » aux forces qui président à cette activation. On n'a pas la moindre idée sur ce qu'elles représentent. Quoi qu'il en soit, ces forces ne sont pas spécifiques; mes expériences l'ont montré de façon péremptoire. Le « facteur X » de *T. alpestris* — pour employer le terme de POLEZAYEW — peut induire une ou plusieurs extrémités de *T. cristatus*. Mais en cas de réponse négative on ne peut pas toujours incriminer la non-réactivité du matériel greffé.

Je dois enfin faire une mention spéciale du fait que le pourcentage de réactions positives et complètes a été beaucoup plus élevé sur *T. alpestris* que sur *T. taeniatus*. Sur ce dernier je n'ai pas obtenu une seule patte complète de *cristatus*, tandis que sur *alpestris*, et avec des conditions identiques, il y en eut 10 (sur 11 animaux). Pour expliquer cette différence, on est réduit à des hypothèses. Les échecs de POLEZAYEW dans les hétérogreffes entre *T. taeniatus* et Axolotl ont peut-être la même cause. Le facteur toxique pour l'Amblystome et présent chez *Triturus* (TWITTY) offre une analogie précieuse pour la compréhension de ce résultat.

5. AUTEURS CITÉS

- DINICHERT, J. et E. GUYÉNOT. 1946. *Etudes sur un territoire de régénération chez le Triton*. I. Détermination des territoires. II. Conditions d'apparition de la duplication dans les membres surnuméraires. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 63: 14-18.
- GLAESNER, L. 1925. *Normaltafel zur Entwicklung des gemeinen Wassermolches*. In F. KEIBEL: *Normaltafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*, H. 14.
- GLÜCKSOHN, S. 1931. *Aeussere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinleitung der Larvenperiode von Triton taeniatus Leyd. und Triton cristatus Laur.* Arch. Entw. Mech. 125: 341-405.
- GUYÉNOT, E., J. DINICHERT-FAVARGER & M. GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. Rev. suisse Zool. 55, Fasc. suppl. 2.

- HARRISON, R. G. 1918. *Experiments on the development of the fore limb of Amblystoma, a self differentiating equipotential system.* J. exp. Zool. 25: 413-461.
- KIORTSIS, V. 1953. *Potentialités du territoire patte chez le Triton.* Rev. suisse Zool. 60: 301-410.
- KNIGHT, F. C. E. 1938. *Die Entwicklung von Triton alpestris bei verschiedenen Temperaturen, mit Normentafel.* Arch. Entw. Mech. 137: 461-473.
- POLEZAJEV, L. W. 1936. *Die Determination der Anfangstadien bei der Entwicklung der Extremitätsanlagen bei Amphibien.* C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. (Doklady) 4: 387-391.
- 1939. *Ueber die Lokalisation der Faktoren, welche normalerweise die Anlage der Vorderextremität der Amphibien determinieren.* Ibid. 22: 142-145.
- ROTMANN, E. 1931. *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Kiemen und Extremitäten von Triton.* Arch. Entw. Mech. 124: 113-136.
- RUGH, R. 1952. *Experimental Embryology.* Burgess Publ. Co., Minneapolis, U.S.A.
- SCHWIND, J. L. 1931. *Heteroplastic experiments on the limb and shoulder girdle of Amblystoma.* J. exp. Zool. 59: 265-295.
- SWETT, F. H. 1945. *The role of the peribrachial area in the control of reduplication in Amblystoma.* Ibid. 100: 67-77.
- TAKAYA, H. 1938. *On the dysharmonic asymmetry of induced limbs.* Zool. Magaz. 50: 534-535.
- YAMADA, T. 1938. *Der Determinationszustand des Rumpfmesoderms im Molchkeim nach der Gastrulation.* Arch. Entw. Mech. 137: 151-270.
-

N° 11. **Robert Matthey.** — Les chromosomes de *Galago senegalensis* Geoffroy (*Prosimii* — *Lorisidae* — *Galaginae*). Avec 8 figures dans le texte.

(Travail subventionné par le Fonds National Suisse de la Recherche scientifique.)

*Au professeur E. Guyénot, mon cher maître,
pour ses soixante-dix ans.*

En dépit de l'intérêt croissant que suscite l'étude des chromosomes chez les Primates, nos connaissances demeurent très maigres: PAINTER (1925) a compté 54 chromosomes chez un Platyrrhinien du genre *Cebus* et 48 chez le Catarhinien « *Rhesus macacus* » dont l'identité, en absence de nom d'auteur n'est pas certaine: si le *Rhesus macacus* de PAINTER est *Macacus rhesus* True, il s'agit de l'espèce appelée actuellement *Macaca mulatta* ZIM., ce que DARLINGTON et HACQUE (1955) admettent. Si tel est bien le cas, le décompte de PAINTER est inexact puisque cette espèce, selon les deux auteurs précités, n'a que 42 chromosomes. YEAGER, PAINTER et YERKES (1940) ont publié quatre figures de diacinèse chez le Chimpanzé qui, comme l'Homme, serait doté de 48 chromosomes. MAKINO (1952) a compté 42 chromosomes chez *Macaca cyclopis* et 50 chez *Presbytis entellus*. Nous avons vu que DARLINGTON et HACQUE fixent à 42 le nombre diploïde de *Macaca mulatta*: le même nombre caractérise *M. nemestrina* L. et *Papio papio* L. J'ai eu l'occasion d'étudier cette dernière espèce, ce qui me permet de confirmer le chiffre donné par DARLINGTON et HACQUE.

En résumé, nous avons des données fragmentaires et très peu certaines sur un Platyrrhinien et un Anthroïde et nous connaissons la formule chromosomique de 4 Catarhiniens appartenant tous à la famille des *Cercopithecidae*. Des Prosimiens, nous ignorons tout.

Dans l'espoir de compléter nos connaissances, j'ai envoyé en Guinée un collaborateur, le Dr F. Schmid, qui, aimablement reçu par les Directeurs des Instituts Pasteur de Dakar et de Kindia, MM. les Drs Légret et Lefrou (que je remercie ici), a pu fixer du matériel emprunté à diverses espèces. Malheureusement, les frag-

ments testiculaires prélevés sur cinq Chimpanzés de 4 et 5 ans ne montraient pas de spermatogénèse et les cinèses étaient totalement absentes: je signale cet échec à l'intention des cytologistes qui auraient l'occasion d'étudier cet Anthropoïde et qui devraient disposer d'animaux âgés de 7 ans au moins. Des trois mâles de *Galago* mis à la disposition du D^r Schmid, un seul présentait une spermatogénèse active: des fragments testiculaires ont servi à la confection de «squashes» colorés au Feulgen, après prétraitement à l'eau et fixation à l'acide acétique à 50% (pour les détails de la méthode, voir MATTHEY, 1953).

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Divisions spermatogoniales (fig. 1-3). Les métaphases diploïdes appartiennent toutes à des générations goniales tardives et sont donc de petite taille: il y a 38 chromosomes dont la sériation suivante peut être proposée: plus de 20 éléments sont grands (4-6 μ), métacentriques ou sub-métacentriques; huit chromosomes sont très petits (0,7 μ) et quatre un peu plus grands (de 1 à 1,5 μ), le type d'attachement de ces 12 éléments n'étant pas directement observable. Il est difficile de reconnaître le chromosome X que les observations faites à la méiose désignent comme un long chromosome sub-métacentrique et exclu de repérer l'Y qui doit être l'un des cinq éléments de taille intermédiaire entre les grands et les petits chromosomes.

Divisions réductionnelles (fig. 4-7). Les métaphases I sont abondantes et très bien fixées: il est probable que les figures 4 et 5 correspondent à des diploténies tardives, les figures 6 et 7 à des métaphases proprement dites. La sériation des tétrades autosomiques des figures 4 et 5 (fig. 8, A, B) permet de préciser les observations faites sur les divisions diploïdes: 12 grands bivalents dérivent d'éléments métacentriques ou sub-métacentriques; à l'exception de la septième tétrade qui présente 3 chiasmas, les autres bivalents n'en montrent en général que deux et ce dernier chiffre est constant à la métaphase. Nous trouvons ensuite 6 petites tétrades, dont 4, de dimensions particulièrement réduites, correspondent aux 8 petits autosomes identifiés dans les plaques équatoriales des spermatogonies. Ces 4 petits éléments ne possèdent qu'un seul chiasma. Les deux autres, un peu plus grands, dérivent



FIG. 1-7.

Mitose et méiose chez *Galago senegalensis*.

Fig. 1-3: Métaphases spermatogoniales. — Fig. 4-5: Diploténies avancées. —
Fig. 6-7: Métaphases I. $\times 1800$.

certainement de chromosomes acrocentriques. A la métaphase I (fig. 8, C, D), la structure tétradique est moins visible en raison d'une condensation assez marquée et de la terminalisation des chiasmias.

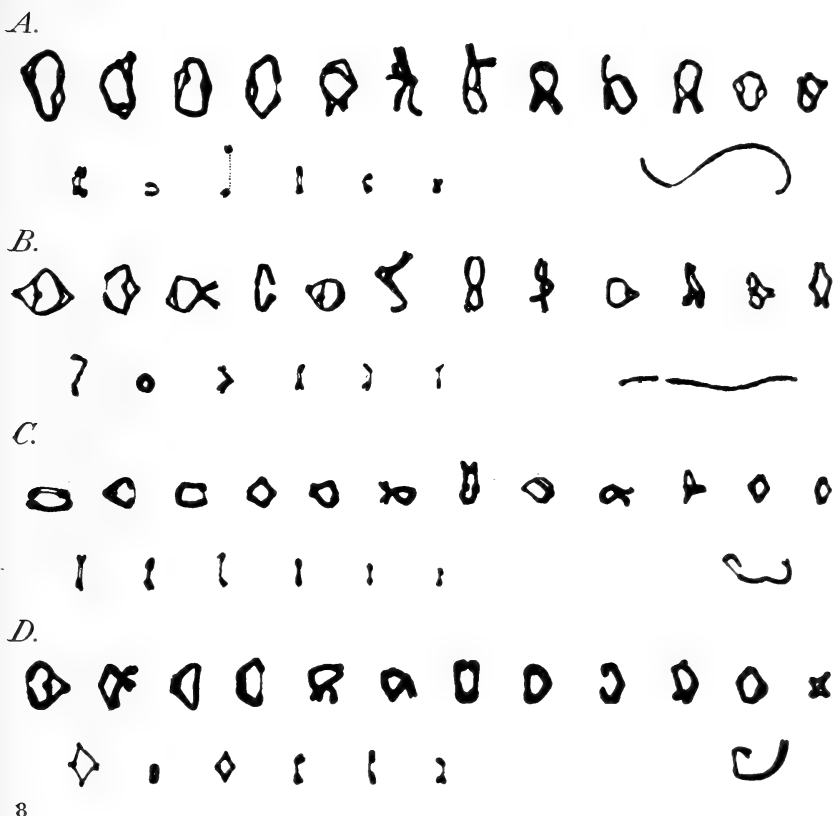


FIG. 8.

La sériation des bivalents à la diploténie avancée (A, B) et à la métaphase I (C, D). $\times 1\ 800$.

Voyons maintenant ce qui concerne les hétérochromosomes: à la diploténie-diacynèse (fig. 4, 5, 8 A et B), l'X et l'Y, de contour légèrement flou, sont placés dans le prolongement l'un de l'autre et unis par un très fin connectif. Leur longueur, probablement en raison d'une spiralisation encore incomplète, est alors à son maximum, $10\ \mu$ pour l'X et $3,6\ \mu$ pour l'Y. Il est impossible de

déceler la moindre différenciation longitudinale, en particulier l'emplacement des centromères. A la métaphase (fig. 6, 7, 8 C et D), par contre, il est aisé de reconnaître que les deux hétérochromosomes sont pourvus de deux bras: l'X est très asymétrique (1/7 environ) et l'Y l'est également, mais dans une moindre mesure. Les deux bras courts s'affrontent sans montrer de chiasma, l'occurrence d'un tel mécanisme associatif étant rendue très improbable par les observations faites à la diploténie. Les chromosomes sexuels de *Galago* relèvent donc de mon type III/B (MATTHEY, 1954). Les figures anaphasiques montrent une séparation pré-réductionnelle de l'X et de l'Y.

DISCUSSION.

Il va sans dire que ces observations limitées à une seule espèce ne permettent guère de formuler des inductions. La question intéressante est évidemment de savoir si *Galago* présente des affinités avec les Insectivores et les Simiens. Ces deux groupes sont eux-mêmes fort mal connus: j'ai rappelé au début de cette étude les données relatives aux Primates et que je résume en un tableau:

Sous-Ordres et Familles	Espèces	2N	N.F.
Platyrrhiniens <i>Cebidae</i>	<i>Cebus sp.</i>	54	?
Catarhiniens <i>Cercopithecidae</i>	<i>Macaca nemestrina</i>	42	~ 66-70
	<i>M. cyclopis</i>	42	?
	<i>Papio papio</i>	42	~ 66-70
	<i>Presbytis entellus</i>	50	~ 74-78
	<i>Pan chimpanze</i>	48	?
<i>Pongidae</i>	<i>Homo sapiens</i>	48	~ 68-72

La moyenne des nombres diploïdes est de 47,4, la variance de 20,7 ce qui correspond à un écart-type de 4,5 environ.

Considérons maintenant l'Ordre des Insectivores en nous fondant sur le travail de BOVEY (1949) auquel je puis ajouter les données relatives à un Macroscélide (MATTHEY, 1954a).

La moyenne est alors de 37,3: il est évident que la valeur exceptionnelle 23 trouvée chez *Sorex* par BOVEY abaisse fortement

Familles	Espèces	2N	N.F.
<i>Erinaceidae</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	48	~ 88
<i>Talpidae</i>	<i>Talpa europaea</i>	34	~ 68
	<i>Mogera insularis</i>	32	~ 58
<i>Soricidae</i>	<i>Neomys fodiens</i>	52	~ 92
	<i>Crocidura russula</i>	42	~ 50
	<i>C. murina</i>	40	~ 46
	<i>Sorex araneus</i>	23	~ 44
<i>Macroscelidae</i>	<i>Macroscelides rozeti</i>	28	~ 38-40

cette moyenne d'un échantillon limité à huit espèces: si je n'avais pas recueilli les données relatives à 32 *Microtinae* (MATTHEY, 1955), mais à huit seulement, la moyenne serait fortement abaissée par *Ellobius* ($2N = 17$; MATTHEY, 1953a) alors que, l'échantillon étant assez grand, elle est de 47,38 dans cette sous-famille.

Revenant aux Insectivores, nous trouvons une variance de 86,22 ce qui donne un écart-type de 9,2. J'ai montré récemment (1955) que des échantillons suffisamment grands conduisent, en ce qui concerne le nombre de chromosomes chez les Mammifères, à un écart-type voisin de 10 et à une moyenne proche de 48 (ces valeurs sont: pour 179 Euthériens, 11,2 et 47,66; pour 96 *Muridae*, 10,6 et 46,71; pour 32 *Microtinae*, 11 et 47,38). Il est donc probable que la distribution binomiale de mode 48 que l'on trouve chez l'ensemble des Euthériens est caractéristique non seulement de la Sous-Classe considérée comme un tout, mais encore de chacun des Ordres (ou même des Familles) qui lui appartiennent, ce qui entraîne les conséquences suivantes: *a*) le nombre $2N$ n'est pas un caractère propre à une catégorie systématique supérieure; *b*) les processus d'évolution chromosomique ont été identiques dans tous les Ordres des Euthériens. Le nombre diploïde 38, établi chez *Galago*, ne revêt donc aucune importance particulière. On peut alors se demander ce qu'il en est du nombre de bras (Nombre fondamental ou N.F.): j'ai montré à diverses reprises que les processus robertsoniens ont été actifs dans l'évolution chromosomique des Mammifères, l'écart entre N.F. extrêmes étant plus petit que l'écart entre nombres diploïdes. Cette conclusion a été récemment adoptée par WAHRMAN et ZAHAVI (1955) à la suite de leur enquête

sur les *Gerbillinae* palestiniens du Genre *Gerbillus*. Mais j'ai aussi souligné que le nombre de bras était difficile à établir avec précision, en raison de l'existence très générale d'une gamme d'intermédiaires entre acro- et métacentriques, ce qui introduit un élément subjectif regrettable dans l'appréciation du N.F. Cependant, il semble bien que le domaine des processus robertsoniens est celui des chromosomes de grande taille seuls (MATTHEY, 1954). Chez les Primates, les N.F. sont actuellement compris entre 66 et 72, chez les Insectivores entre 44 et 92. Notre Prosimien *Galago*, avec un N.F. de 62 environ, rappellerait un peu plus ceux-ci que ceux-là, encore que le caractère si incomplet de nos connaissances ne nous permette pas, aussi longtemps que nous ne disposerons pas d'une cytologie chromosomique comparée un peu complète, de formuler la moindre tentative de généralisation.

CONCLUSIONS.

1) Le Prosimien *Galago senegalensis* Geoffroy a une formule chromosomique égale à 38. Les 36 autosomes se répartissent en trois catégories: 24 grands éléments à centromère médian ou sub-médian; 4 chromosomes acrocentriques de petite taille; 8 microchromosomes mesurant moins de 1 μ .

2) La digamétie est du type X-Y habituel chez les Euthériens. L'X est très grand et sub-métacentrique; l'Y est trois fois plus court et doté également de deux bras inégaux.

3) A la métaphase I, les deux hétérochromosomes sont unis par leurs bras courts étirés dès la diploténie. La ségrégation est constamment pré-réductionnelle.

4) Etant donné que *Galago* est le seul Prosimien dont les chromosomes aient été étudiés et que nos connaissances sur les Simiens et les Insectivores sont très maigres, il serait prématuré d'envisager la valeur phylétique et systématique de ces résultats.

AUTEURS CITÉS

- BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores*. R. S. Zool. 56: 371.
DARLINGTON, C. D. and A. HAQUE. 1955. *Chromosomes of Monkeys and Men*. Nat. 175: 32.

- MAKINO, S. 1952. *A contribution to the study of the chromosomes in some asiatic Mammals*. Cyt. 16: 288.
- MATTHEY, R. 1949. *Les chromosomes des Vertébrés*. Ed. Rouge, Lausanne.
- 1953. *Les chromosomes des Muridae*. R. S. Zool. 60: 225.
- 1953a. *La formule chromosomique et le problème de la détermination sexuelle chez Ellobius lutescens Thomas (Rodentia — Muridae — Microtinae)*. Arch. J. Klaus Xtift. Vererbungsbl. 28: 271.
- 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae*. Caryologia. 6: 1.
- 1954a. *Les chromosomes de Macroscelides rozeti Duvernoy (Mammalia — Insectivora)*. Existe-t-il une série polyploïde chez les Macroscelidae ? R. S. Zool. 61: 669.
- 1955. *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae*. R. S. Zool. 62: 163.
- PAINTER, T. S. 1925. *A comparative study of the chromosomes of Mammals*. Amer. Nat. 59: 664.
- WAHRMAN, J. and A. ZAHAVI. 1955. *Cytological contributions to the phylogeny and classification of the Rodent genus Gerbillus*. Nat. 175: 600.
-

N° 12. **A. Moszkowska.** — L'Antagonisme épiphysiohypophysaire.

(Laboratoire d'Histophysiologie du Collège de France, Paris.)

A mon maître, le professeur E. Guyénot, en témoignage de sincère reconnaissance.

Par sa situation, la glande pinéale de l'Homme commande le passage du liquide céphalo-rachidien entre les troisième et quatrième ventricules; sous-jacente aux veines de GALIEN, elle gêne lorsqu'elle s'hypertrophie la circulation veineuse du cerveau. Une hypertrophie simple est liée chez l'enfant à d'autres troubles endocriniens tels que myxœdème et dysfonction polyglandulaire. D'autres tumeurs: kystes, tératomes, pinéalomes et pinéoblastomes entraînent une augmentation de pression sur la région hypothalamo-hypophysaire. Cela pourrait expliquer certains cas de puberté précoce, d'hirsutisme, quelquefois liés à l'adiposité et à une croissance démesurée. Dans presque tous ces cas, on constate des symptômes oculaires et cérébraux.

STRUCTURE.

L'épiphyse est entourée d'une capsule conjonctive d'origine pie-mérienne, d'où partent des cloisons conjonctivo-névrogliques.

Le parenchyme glandulaire neuro-ectoblastique se compose des épiphysocytes. On distingue des épiphysocytes globuleux rares chez l'Homme, fréquents chez le Cobaye, des éléments à prolongements longs, ramifiés ou légèrement onduleux, d'autres à prolongements courts et trapus. Les épiphysocytes sont argentophiles. Ils ont une structure finement réticulée et sont riches en inclusions et en pigments. D'après WISLOCKI (1948), le parenchyme épiphysaire contient une petite quantité de glycogène ayant une réaction MAC MANUS positive, ce qui pourrait plaider en faveur d'une fonction sécrétoire de ces cellules.

DIMITROVA distingue quatre sortes de noyaux:

1. des noyaux clairs, à fines granulations et à un ou deux nucléoles. Ils sont les plus nombreux,
2. des noyaux clairs à granulations plus grosses, à un ou deux nucléoles,
3. des noyaux foncés sans nucléole,
4. des noyaux foncés, petits, sans nucléole.

Ces différents aspects nucléaires pourraient être en rapport avec l'activité sécrétoire de la glande.

Les cellules névrogliques ont la même origine neuroblastique que le parenchyme et appartiennent à la série astrocytaire. Il est vraisemblable que les épiphysocytes peuvent subir avec l'âge la métaplasie astrocytaire.

Les cellules épendymaires proviennent des cellules du revêtement épendymaire du recessus pinéal. Elles possèdent un cytoplasme plus abondant que les autres cellules pinéales. Parfois, elles ont des prolongements donnant à la cellule une forme en T. Leurs noyaux sont ovales, riches en nucléine disposée en réseau.

Le tissu conjonctivo-vasculaire se compose des capillaires intralobulaires et des travées conjonctives où on rencontre des cellules rameuses épiphysocytaires, des mastocytes et des plasmocytes, des cellules lymphoïdes et des cellules à pigment jaune. Tous ces éléments peuvent être capables d'une fonction de transport des produits d'élaboration. D'après ROUSSY et MOSINGER, les arguments histologiques du rôle endocrinien de l'épiphyse sont: 1^o la présence de grains de sécrétion, 2^o la vascularisation abondante par des capillaires adossés directement aux cellules pinéales, 3^o la polarisation vasculotrope fréquente des épiphysocytes, 4^o des modifications structurales constantes protoplasmiques et nucléaires des épiphysocytes, 5^o les amitoses qui mettent en évidence un travail de régénération actif, 6^o l'innervation abondante de l'épiphyse provenant des centres végétatifs multiples.

L'hypothalamus envoie à l'épiphyse un contingent de fibres hypothalamo-épiphysaires. D'autre part l'épithalamus qui contient les principaux centres excito-sécrétoires de l'épiphyse présente des connexions avec l'hypophyse. On peut penser que la plupart des impulsions nerveuses afférentes au diencephale affecte à la fois l'épiphyse et l'hypophyse.

A ces arguments s'ajoutent des modifications histologiques épiphysaires suivant l'âge, très nettes surtout chez les Gallinacés, avec une involution caractérisée par une hyperplasie conjonctive et névroglie et par une apparition de concrétions calcaires et des formations kystiques.

THIÉBLOT et ses collaborateurs ont constaté des transformations dans la structure épiphysaire à la suite de la castration puis à la suite d'injections d'hormones sexuelles et d'hormones gonadotropes hypophysaires. Ces changements paraissent avoir un sens involutif, mais sont difficiles à interpréter.

En résumé, la pathologie, l'histologie et l'histophysiologie de l'épiphyse ne nous donnent que peu d'arguments en faveur du rôle endocrinien de cet organe.

L'expérimentation comprenant l'épiphysectomie, la transplantation et l'injection d'extraits épiphysaires, semble apporter des arguments favorables au rôle endocrinien de la glande pinéale.

RÉSULTATS OBTENUS DE L'ÉPIPHYSECTOMIE.

I. Epiphysectomie chez les Oiseaux.

Les premières épiphysectomies furent exécutées sur des coquelets en 1912 puis en 1928 par FOA.

Cet auteur constate chez des jeunes coquelets épiphysectomisés, une croissance somatique accélérée et une hypertrophie des testicules et de la crête. Le rapport entre la masse du tissu interstitiel et du tissu séminifère ne change pas. La même année GRIGORIU trouve après l'épiphysectomie de coquelets une hypertrophie de l'hypophyse avec accroissement du nombre des cellules acidophiles et un accroissement du seul tissu interstitiel testiculaire. Il nie l'hypertrophie testiculaire et la croissance somatique.

IZAWA (1922) puis CLEMENTE (1925), YOHIOH (1922) obtiennent des résultats confirmant ceux de FOA. IZAWA obtient la puberté précoce des poules et une ponte précoce. TRAINA (1934) constate que l'épiphysectomie, nettement stimulante chez les jeunes, est sans action sur les glandes génitales de l'adulte.

Récemment PATAY (1952) constate l'hypertrophie des testicules consécutive à l'épiphysectomie des jeunes coquelets.

Par contre les auteurs tels que M. HOSKINS (1919), KOLMER et LOEWY (1922), HOFMANN (1925), ANDERSON et WOLF (1934) nient l'hypertrophie des organes génitaux consécutifs à l'épiphyséctomie.

SHELLABARGER et BRENNEMAN en 1950, puis SHELLABARGER en 1952 et 1953 obtiennent des résultats contradictoires suivant l'âge des opérés. En 1950 et 1952, ils épiphyséctomisent des poussins de 2 jours et constatent 20 jours après une diminution du poids des testicules. Les injections des extraits épiphysaires dans de l'eau distillée rétablissent le poids normal des testicules. Par contre, SHELLABARGER (1953) fait l'épiphyséctomie à l'âge de 40 à 65 jours et, cette fois, d'accord avec de nombreux auteurs, PATAY entre autres, il constate une hypertrophie des testicules et l'augmentation de l'activité hypophysaire des animaux épiphyséctomisés.

HANDA (1953) fait des destructions de la région pinéale par électrocoagulation ou par introduction d'une pièce de métal. Sur 41 coquelets, il provoque ainsi des lésions cérébrales diverses et constate que les troubles de croissance (accélération ou retard) sont liés à la localisation des lésions. Dans les cas de lésion du troisième ventricule, il constate un retard de croissance. Par contre, les cas de croissance accélérée et les cas où on ne constate aucun trouble de croissance peuvent avoir les mêmes lésions. HANDA conclut que l'accélération ou le retard dans le développement somato-sexuel peut être produit par une dysfonction secondaire de l'hypothalamus provoquée par interruption de ses connexions nerveuses avec la zone diencephalique.

II. *Epiphyséctomie chez les Mammifères.*

C'est encore FOA qui fut le premier à obtenir la puberté précoce chez le Rat après épiphyséctomie. HORRAX (1916), CLÉMENTE (1923), IZAWA (1926), TRAINA (1939) obtiennent les mêmes résultats SARTESCHI en 1913 obtient une puberté précoce chez le Chien épiphyséctomisé.

A partir de 1944 THIÉBLOT, SIMONNET et leurs collaborateurs donnent de nombreux résultats concernant l'épiphyséctomie chez le Rat. Ils obtiennent la puberté précoce chez le Rat mâle épiphyséctomisé avec une hypertrophie testiculaire allant du simple au

double. Les vésicules séminales subissent une hypertrophie dans les mêmes proportions. Chez la femelle épiphysectomisée, ils constatent la puberté précoce, l'hypertrophie ovarienne et une augmentation du nombre des corps jaunes par rapport aux ovaires témoins. Ils concluent que l'épiphysectomie chez le Rat accélère la puberté par une libération plus grande de l'hormone hypophysaire LH.

En 1953 SIMONNET, THIÉBLOT et leurs collaborateurs étudient l'histologie de l'hypophyse des rats épiphysectomisés et constatent une augmentation du nombre des cellules acidophiles et basophiles et une diminution des chromophobes dans les proportions suivantes:

	rats témoins	rats épiphysectomisés
Eosinophiles	38,1%	47,7%
Basophiles	1,1%	2 %
Chromophobes	60,8%	50 %

NAKIK puis NAKASHITA (1951) obtiennent la puberté précoce chez le Lapin par épiphysectomie.

KITAY (1954) décrit une hypertrophie ovarienne chez la Rate épiphysectomisée, mais seulement si l'épiphysectomie a lieu à 26 jours. Si l'opération est faite à 21 jours, un choc opératoire analogue à celui qu'entraîne l'épiphysectomie donne les mêmes réactions que l'épiphysectomie elle-même.

En résumé, l'épiphysectomie provoque une puberté précoce dans les deux sexes. Faite à un âge trop jeune (poulet de 2 jours, rat de 21 jours) elle donne des résultats incertains. Les cas de retard de croissance après épiphysectomie semblent explicables par des lésions du troisième ventricule. Chez l'adulte, la réaction de l'hyperactivité sexuelle après l'épiphysectomie est très atténuée. Ainsi, c'est l'animal prépubère (jusqu'à 30 jours pour les coquelets, jusqu'à 26 à 30 pour les rats) qui est le plus sensible à l'épiphysectomie et donne l'hypertrophie génitale la plus nette.

Cette action gonado-stimulante de l'épiphysectomie semble impliquer un relai hypophysaire avec libération accentuée des hormones gonadotropes et surtout de l'hormone LH.

RÉSULTATS OBTENUS AVEC TRANSPLANTS ET
EXTRAITS ÉPIPHYSAIRES.

L'inhibition du cycle œstral, l'atrophie ovarienne et testiculaire ont été obtenues par des transplants sous-cutanés d'épiphyse chez le Rat, la Souris et le Cobaye par divers auteurs: JOHNSON et IOTH (1930); FLEISCHMANN et GOLDHAMMER (1934), MONNIER et DEVRIENT (1941), JULIEN (1946), MOSZKOWSKA (1947). THIÉBLOT (1945) a pu corriger avec les greffes pinéales les effets de la pinéalectomie. ENGEL (1933), BROUHA et SIMONNET (1927) décèlent la présence de l'hormone œstrogène dans les glandes pinéales. Une glande pinéale d'Homme ou de Femme contient 2 ou 3 unités souris de folliculine (BROUHA), une glande de Bœuf 8 unités souris (ENGEL). La présence d'hormone œstrogène dans la glande pinéale a pu évidemment contribuer à des résultats contradictoires obtenus soit avec des transplants, soit avec des extraits bruts épiphysaires.

C'est en 1910 que PELLIZZI, puis PRIORE en 1915 ont obtenu les premiers avec des extraits épiphysaires le ralentissement génital du jeune lapin. En 1927 URECHIA et GROZA décrivent une régression des caractères sexuels secondaires consécutifs au traitement d'un coq par les extraits épiphysaires. En 1930, BROUHA obtient des extraits épiphysaires alcalins ayant un pouvoir gonadotrope. SILBERSTEIN et ENGEL (1933) puis ENGEL (1935) trouvent une substance œstrogène dans les épiphyses de Bœuf, mais point de substance gonadotrope.

CALVET (1933) obtient avec des extraits hypophysaires une atrophie testiculaire chez le Rat impubère et une dégénérescence ovarienne chez le Cobaye. WISLANSKI (1932) constate une diminution du nombre des spermatozoïdes dans les testicules de jeune lapin traités avec des extraits épiphysaires. Chez le Lapin adulte la réponse est très atténuée.

CLARK et STEINBERG (1934), ROWNTREE, CLARK, STEINBERG et HANSON (1936) traitent des générations successives de rats par des extraits épiphysaires, obtiennent des portées de plus en plus rapprochées et une puberté de plus en plus précoce à tel point qu'à la cinquième génération des animaux traités, l'ouverture vaginale se produit selon ces auteurs à 24 jours.

ENGEL (1935-1939) obtient avec des extraits bruts, puis purifiés une diminution de la croissance testiculaire et une inhibition transitoire de l'ouverture vaginale chez la Souris.

FISHER (1936) sépare deux principes contenus dans l'extrait épiphysaire, 1^o un principe stimulant capable de provoquer l'ouverture vaginale chez la Souris impubère, actif seulement à fortes doses et seulement chez la femelle. Ce principe a de plus un effet synergique renforçant l'action gonadotrope de l'urine de femme enceinte, 2^o un principe inhibiteur actif à faibles doses et dans les deux sexes. De plus FISHER détermine une unité correspondant à la plus petite quantité d'extrait qui, injectée chaque jour, pendant six jours, inhibe la formation du canal vaginal au sixième jour de l'expérimentation chez au moins cinq souris sur six traitées. La durée d'inhibition de l'ouverture vaginale dépend de la dose employée, mais même avec de fortes doses, l'action n'est pas durable.

VINALS (1935) contrairement à BROUHA, ne trouve pas d'hormone œstrogène dans les extraits épiphysaires, mais un facteur agissant en synergie avec l'hormone gonadotrope de l'urine de femme enceinte.

MILCO et PITIS (1948) observent cette action synergique des extraits épiphysaires avec la gonadotrophine placentaire.

Les mêmes auteurs ont empêché en 1939 l'action de la testostérone sur le rat impubère en injectant en même temps un extrait épiphysaire.

PARHON et MILCO (1939) par des injections quotidiennes d'extrait alcalin d'épiphyse de Bœuf, inhibent la fonction menstruelle chez la Femme.

VEGUA Y. et GANDOLFO (1950) décèlent une activité antigonadotrope d'un extrait épiphysaire au moyen de la réaction GALLI-MAININI.

RÉSULTATS PERSONNELS.

I. Action des extraits épiphysaires chez le Cobaye.

En raison de la pauvreté de l'hypophyse en hormones gonadotropes et de la durée du cycle œstral, le Cobaye femelle semble un matériel de choix pour l'étude de l'action antigonadotrope des

extraits épiphysaires. Nos expériences concernent plus de 400 Cobayes. Nous avons d'abord essayé des extraits bruts dans le sérum physiologique, puis des extraits acétoniques et alcooliques. Tous sont actifs. Par contre l'extraction par la soude déci-normale, par l'eau distillée ou le sérum physiologique glycosé nous a donné des produits tout à fait inactifs. Nous avons aussi essayé de reprendre dans de l'huile la fraction acéto-soluble, elle se montre également inactive. Les groupes témoins comprennent 1^o les animaux non traités, 2^o les animaux traités par le sérum physiologique, 3^o les animaux traités par les extraits de la substance cérébrale.

Nos résultats positifs ont été obtenus avec des extraits acétoniques d'épiphyse de Mouton. Dans nos premières expériences (1945) nous avons enregistré chez le Cobaye impubère une forte atrophie ovarienne accompagnée d'atrésie et l'arrêt complet du cycle œstral. Si le traitement débute après la formation d'un corps jaune, on constate l'action des extraits épiphysaires uniquement sur la croissance des follicules, car le corps jaune une fois formé reste intact et présente une durée de vie normale malgré l'administration de fortes doses d'extrait épiphysaire et le traitement prolongé (10 à 15 jours, 10 épiphyses par jour.)

Par contre, si le traitement débute chez une femelle prépubère avant la première ouverture vaginale, et se prolonge au-delà de la date normale de l'ouverture vaginale, il n'y a pas de formation de corps jaune (1951).

Si le traitement à faible dose s'applique à des femelles adultes de 6 mois pendant un temps dépassant la durée de la vie des corps jaunes cycliques, c'est-à-dire 21 jours, on obtient plusieurs cas d'œstrus permanent et des ovaires riches en kystes ou en follicules du type kystique. On constate en outre l'absence totale de corps jaune (1953). En 1954, THIÉBLOT, SIMONNET et leurs collaborateurs sont parvenus à empêcher chez la Rate avec des extraits épiphysaires, la croissance des follicules et la formation des corps jaunes dans les ovaires greffés, soit dans la rate, soit dans le rein.

Dans une série d'expériences sur des femelles castrées unilatéralement, nous avons pu constater que quand le traitement épiphysaire débute 9 jours avant la castration unilatérale, l'hypertrophie compensatrice est supprimée (1951). Nous rappelons qu'après un traitement de 6 à 8 jours, à la dose journalière correspondant à 10 épiphyses de Mouton, les ovaires sont riches en petits follicules

atrésiés. Ils contiennent souvent un follicule de taille moyenne intact. C'est à peu près cette image que nous obtenons chez les femelles castrées unilatéralement le 10^e jour du traitement et quand le traitement se poursuit encore 20 jours après la castration. Par contre, si le traitement débute après la castration unilatérale, l'action du traitement épiphysaire semble atténuée, les ovaires sont dépourvus de corps jaunes, mais la croissance des follicules quoique retardée, n'est pas complètement arrêtée. Les dosages biologiques, sur la souris de 7 à 8 grammes, des hypophyses de Cobayes traités par des extraits épiphysaires, montrent une nette diminution du pouvoir gonadotrope de ces hypophyses par rapport aux hypophyses du Cobaye témoin (1951).

Les poids des tractus des souris porte-transplants des trois hypophyses des cobayes traités sont toujours inférieurs à ceux des souris porte-transplants des 3 hypophyses des cobayes témoins (16, 14, 18 et 12 mg. contre 28, 25, 20, 20). C'est surtout l'étude histologique des ovaires qui montre la différence d'activité gonadotrope entre les hypophyses des animaux traités et non traités. Au lieu de trouver 2 à 3 gros follicules comme c'est le cas des ovaires de souris porte-transplants des 3 hypophyses témoins, on ne trouve que de petits follicules et quelques follicules de taille moyenne.

Pour compléter cette série d'expériences sur le Cobaye nous avons étudié l'action du sérum d'animaux ayant subi un traitement prolongé par les extraits épiphysaires. Dans six cas sur huit des femelles traitées simultanément par des extraits épiphysaires et par le sérum des animaux traités, nous avons constaté une atténuation à des degrés variés ou même une annulation de l'action frénatrice des extraits épiphysaires. Tandis que les femelles témoins traitées par les mêmes extraits épiphysaires et le sérum d'animaux normaux, présentent des ovaires atrophiés et des tractus de petite taille, les femelles ayant reçu, en même temps que les extraits épiphysaires, le sérum des animaux traités, ont des ovaires assez semblables à ceux des animaux témoins du même âge (il s'agit des femelles ayant 210 g. au début du traitement et 250 à la fin). On y trouve de gros follicules, on constate même la formation d'un corps jaune dans 2 cas et dans 2 autres, la première division de maturation avec expulsion d'un globule polaire, dans un autre cas une hyperhémie interthécale. De plus on constate une forte différence entre le poids des tractus génitaux (cornes utérines et vagin)

des cobayes traités par les extraits épiphysaires seuls ou par les extraits épiphysaires et le sérum des animaux normaux et le poids des tractus des cobayes ayant reçu des extraits épiphysaires et le sérum des animaux traités. Le poids de ces derniers est très proche du poids normal des tractus des animaux témoins du même âge et du même poids. Le poids moyen global des cornes utérines et du vagin des femelles traitées par les extraits et le sérum témoin est de 515 mg. (maximum de 590 et minimum de 432). Pour les femelles ayant reçu en même temps les extraits épiphysaires et le sérum protecteur, cette moyenne est de 961 mg. (maximum 1.317 mg., minimum 945 mg.). Ainsi, le traitement prolongé par les extraits épiphysaires semble provoquer des réactions sériques, le sérum des animaux traités pendant 45 jours a une action protectrice contre le traitement épiphysaire. Ceci plaiderait en faveur de l'idée d'existence d'une hormone épiphysaire et de la nature protéinique de cette hormone.

En résumé, les expériences effectuées sur le Cobaye, animal à cycle œstral long et à hypophyse pauvre en cellules basophiles, pauvre en hormones gonadotropes (environ 3 fois plus pauvre que l'hypophyse de la Rate et surtout pauvre en facteur LH: d'après WIRSCHI le rapport FSH/LH est de 5,5 pour le Cobaye, tandis qu'il est de 0,6 pour la Rate) nous donnent des résultats confirmant l'action épiphysaire frénatrice du système génital.

Il semble que cette action passe par le relais hypophysaire en diminuant le pouvoir gonadotrope et surtout en troublant l'équilibre hypophysaire entre les deux facteurs FSH et LH.

II. Action des extraits épiphysaires sur le Rat et la Souris.

La Rate et la Souris sont des femelles à cycle œstrien très court, de 4 à 6 jours, et à hypophyse possédant un pouvoir gonadotrope environ trois fois plus grand que le Cobaye. Le rapport FSH sur LH est de 0,6, ce qui signifie que l'hypophyse du Rat est beaucoup plus riche en LH que celle du Cobaye. Il n'est donc pas surprenant que les doses d'extrait épiphysaire, pour être efficaces, doivent être beaucoup plus fortes que celles employées chez le Cobaye.

En traitant les Rates et les Souris impubères par les extraits épiphysaires, nous avons pu retarder la première ouverture vaginale

et surtout le premier œstrus. Chez la Rate ce retard est dans 5 cas de 16 jours. Dans 4 autres cas sans qu'on constate de retard dans la date de la première ouverture vaginale, l'œstrus apparaît 8 jours plus tard que chez les témoins provenant de la même nichée. De plus, le cycle reste troublé pendant plusieurs semaines (12 et 10 jours au lieu de 4 des témoins). L'étude histologique des ovaires révèle la diminution du nombre de follicules mûrs par rapport aux témoins. En 1954, KITAY J. J. et ALTSCHULE M. D. confirment ces résultats.

Les 9 souris traitées présentent un retard de la première ouverture vaginale allant de 15 à 28 jours. De plus on constate un proœstrus prolongé, à 70 jours aucune des femelles traitées ne dépasse ce stade. A 76 jours, 7 sur 9 sont encore en proœstrus, probablement à cause de la déficience en hormone LH consécutive au traitement épiphysaire (1951). Les ovaires des souris traités sont du type prépubère (absence de follicule mûr).

Le retard dans le développement génital des Souris et Rats mâles traités par les extraits épiphysaires est moins net que dans les groupes femelles. Ce sont surtout les glandes annexes, les vésicules séminales et la prostate qui montrent une atrophie plus ou moins marquée. Les tableaux 1 et 2 illustrent ces résultats.

Les Rats adultes (8 mâles et 8 femelles) traités même par des doses fortes ne nous ont donné que des résultats négatifs. Les quelques expériences faites sur les femelles gestantes entraînent régulièrement l'avortement chez le Cobaye (6 cas). Chez les 3 Rates traitées, la gestation s'est poursuivie normalement, la mise bas s'est produite normalement et, malgré le traitement continu, la lactation a lieu. Toutefois les jeunes sont plus petits que dans les nichées témoins, l'apparition du poil est retardée de même que le développement sexuel, mais ceci d'une manière irrégulière et passagère.

Les descendants d'une des mères traitées sont autopsiés à l'âge de 30 jours. Les mâles ont des testicules de poids légèrement inférieur à celui des descendants des femelles témoins: 814 mg., 436 mg., 602 mg., 833 mg. pour 100 g. du corps, contre 913 mg., 933 mg., 857 mg., 904 mg. pour 100 g. du corps des témoins. Chez les deux mâles descendants de la mère traitée, nous trouvons de nombreux tubes séminifères stériles. Les descendants des deux autres femelles traitées sont autopsiés un mois après l'arrêt du traitement à l'âge de 60 jours. A ce moment nous ne trouvons pas

de différence entre les mâles descendants de mères traitées et les mâles descendants de mères témoins.

Les femelles descendantes des mères traitées présentent des retards dans la date de la première ouverture vaginale allant de 8 à 15 jours, mais ensuite le cycle devient rapidement normal.

Nous voyons que les résultats obtenus chez le Rat et la Souris sont analogues à ceux obtenus sur le Cobaye: retard de la puberté,

TABLEAUX 1 et 2

Rats de 70 jours (5 frères) Poids du corps en grammes		Poids des testicules	Poids des glandes annexes
		en mg. pour 100 g. du corps	
Traités depuis	90	1452	164
40 jours	83	2084	602
	90	1944	881
Témoins	100	2108	1120
	96	2010	1050

Souris de 70 jours Poids du corps en grammes		Poids des testicules	Poids des glandes annexes
		en mg. pour 100 g. du corps	
Traitées depuis	15	533	100
40 jours	18	605	388
	21	528	509
	20	640	540
Témoins	20	570	550
	22	623	656
	20	550	625
	20	660	610

atrophie génitale, diminution du pouvoir gonadotrope hypophysaire. En effet les dosages sur la souris de 7g. démontrent une très forte diminution du pouvoir gonadotrope des hypophyses de rats traités par rapport au pouvoir gonadotrope des hypophyses des animaux témoins. Nous cherchons le rapport entre les poids des ovaires et du tractus de 2 souris sœurs dont la première a reçu

la transplantation d'une hypophyse normale et l'autre la transplantation d'une hypophyse d'animal traité. Ce rapport, dans les cas des femelles traitées a des valeurs suivantes: 2,6; 1,4; 2; 2; 3,4; 3,8. Dans les cas des hypophyses de Rats mâles: 1,8; 1,6; 1,5.

Les ovaires de Souris porte-transplants d'hypophyses témoins ont 6 à 8 gros follicules avec une hyperhémie interthéciale et intra-folliculaire. Dans quelques cas, on note un début de lutéinisation, dans tous les cas l'ouverture vaginale. Les ovaires des souris porte-transplants des hypophyses des animaux traités ne contiennent que des follicules de taille moyenne.

Ayant constaté une diminution du pouvoir gonadotrope des hypophyses des animaux traités, aussi bien chez le Cobaye que chez le Rat, nous avons espéré trouver des changements dans l'image histologique hypophysaire.

L'étude des hypophyses de Cobaye ne nous a pas révélé de changements significatifs. Nous avons pensé que le Rat, connu par ses réponses à la castration, serait un matériel plus favorable pour ce genre d'étude.

Nous avons examiné une série d'hypophyses de rats mâles castrés et traités journallement par les extraits épiphysaires, soit dès la castration, soit dès le 13^e jour et jusqu'à l'autopsie c'est-à-dire jusqu'au 31^e ou 35^e jour de la castration. Dans le groupe témoin comprenant 7 rats castrés non traités, 3 rats castrés traités par un extrait de la substance cérébrale de Mouton, 3 rats castrés traités par un extrait de cœur de Mouton, nous constatons une basophilie très prononcée consécutive à la castration avec de très grosses cellules MAC MANUS positives pouvant atteindre 22 μ à 24 μ . L'image négative de l'appareil de GOLGI des cellules basophiles est très nette et de grande taille. Les cellules de castration sont au stade de formation, sauf un cas où les vacuoles de résorption remplissent toute la cellule.

Dans les groupes expérimentaux comprenant 3 mâles castrés traités par les extraits épiphysaires dès la castration et 5 mâles castrés traités dès le 13^e jour de la castration, nous constatons que la basophilie consécutive à la castration n'est pas empêchée par le traitement épiphysaire. De même la colloïde remplissant la fente hypophysaire semble aussi abondante chez les castrats traités que chez les castrats témoins.

Toutefois, la taille des grosses cellules basophiles est inférieure dans les groupes des castrats traités (17 à 19 μ) et le négatif de GOLGI peu visible est de petite taille. Un fait surprenant est l'augmentation du nombre des cellules de castration et l'aspect caractéristique de ces cellules avec une grosse vacuole remplissant toute la cellule et ne laissant subsister qu'un étroit bord protoplasmique et le noyau; quelquefois, on voit un appareil de GOLGI aplati entre le bord de la vacuole et le noyau. Cette vacuole a généralement l'aspect vide.

Il semble donc qu'à la dose employée (5 épiphyses par jour) les extraits épiphysaires, quoique incapables d'empêcher la réaction hypophysaire consécutive à la castration, aient le pouvoir d'une part d'atténuer les signes d'activité sécrétoire des cellules basophiles, d'autre part d'augmenter les signes d'épuisement cellulaire c'est-à-dire la taille et le nombre des vacuoles et leur aspect transparent.

De nombreux auteurs ont obtenu la vacuolisation des cellules basophiles par des traitements tels que l'irradiation de l'appareil génital mâle, la résection partielle du canal déférent et la cryptorchidie. GETZ appelle ces cellules vacuolisées des cellules de stérilité, ce qui me semble correspondre à l'état de fait obtenu par nos traitements épiphysaires.

CONCLUSION

Les résultats obtenus après l'épiphyséctomie: puberté précoce, hypertrophie des glandes génitales et des caractères sexuels secondaires, augmentation du nombre de corps jaunes dans l'ovaire, augmentation des éléments chromophiles dans l'hypophyse; puis ceux consécutifs aux injections des extraits épiphysaires, atrophie plus ou moins prononcée des glandes génitales, retard de la puberté, absence de corps jaune, plaident en faveur du rôle frénateur du système génital attribué à l'épiphyse.

Il semble que l'intensité des résultats obtenus soit par l'épiphyséctomie, soit par les injections d'extraits épiphysaires, dépende de l'état fonctionnel de l'hypophyse de l'animal en expérience.

De plus la diminution du pouvoir gonadotrope et les signes histologiques d'épuisement des hypophyses après un traitement

épiphysaire et inversement une augmentation des éléments chromophiles dans les hypophyses des animaux épiphysectomisés sont des arguments en faveur d'une action épiphysaire frénatrice passant par un relais hypophysaire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON D. H. et A. WOLF. 1934. J. Physiol. 81: 49-62.
 BROUHA L. 1930. Arch. Intern. de Phys. 23: 1-59.
 BOUHA L. et H. SIMONNET. 1927. C. R. Soc. Biol. 97: 684.
 CALVET, J. 1933. C. R. Soc. Biol. 113: 300-301.
 — 1933. C. R. Assoc. Anat. Lisbonne. 28: 118-120.
 — 1934. *L'épiphyse*. J. B. Bailliere et Fils, Paris.
 CLEMENTE, G. 1923. Endocrin. e Patol. costituz. 2: 44-47.
 DIMITROWA. Thèse Med. Nancy. 1900-1901.
 ENGEL, P. 1934. Ztschr. f. d. Ges. Exper. Med. 93: 69-78.
 — 1935. Ztschr. f. d. Ges. Exper. Med. 95: 441-457.
 — 1936. Ergebn. d. inn. Med. u. Kinderh. 50: 116-171.
 — 1935. Endocrinology. 502.
 — 1936. Endocrinology. 574.
 — 1939. Endocrinology. 25: 144-145.
 FISCHER, O. 1938. Arch. Inter. de Pharm. 59: 340-344.
 — 1943. Endocrinology. 33: 116.
 FOA, C. 1912. Arch. Ital. de Biol. 57: 233-252.
 — 1914. Arch. Ital. de Biol. 61: 79-82.
 — 1928. Boll. de Soc. Ital. de Biol. sper. 34: 385-387.
 — 1929. Arch. Ital. de Biol. 81: 147-158.
 HANDA, H. 1953. Acta. Scol. Med. W. Kioto. 31: 2-143-165.
 HOFMANN, E. 1925. Arch. d. Ges. Physiol. 209: 685-692.
 HORRAX, J. 1916. Arch. Int. Med. 17: 607-626.
 HOSKINS, E. et M. HOSKINS. 1919. Anat. Record. 16: 151-159.
 IZAWA, Y. 1923. Am. J. M. Sc. 166: 184-196.
 — 1926. Am. J. Physiol. 77: 126-139.
 JULLIEN, G. 1939. Thèse Med. Marseille.
 — 1946. C. R. Soc. Biol. 140: 648-649.
 — 1946. C. R. Soc. Biol. 140: 649-651.
 KITAY, J. J. 1954. Endocrinology. 114-6.
 KITAY, J. J. et M. F. ALTSCHULE. 1954. Endocrinology. 55, 6: 782-784.
 KOLMER, W. et R. LOEWY. 1922. Arch. f. d. Ges. Physiol. 196: 1-14.
 MILCO, St. M. et H. PITIS. 1939.
 — et H. PITIS. 1948. Acta Endocrin. Bucharest 14: 1-2.
 MONNIER, R. et T. DEVRIENT. 1941. C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève. 58: 159-163.

- MOSZKOWSKA, A. 1945. C. R. Soc. Biol. 139: 1069.
— 1947. Ann. Endocrin. 8: 138.
— 1951. C. R. Soc. Biol. 145: 843.
— 1951. C. R. Soc. Biol. 145: 845.
— 1951. Journ. Phys. 143: 827-833.
— 1953. C. R. Soc. Biol. 147: 1983.
- NAKASHITA. 1951. Folia Endocrinol. Jap. 27: 3-87.
- NAKIK. 1951. Folia Endocrinol. Jap. 27: 4-121.
- PARHON, C. et St. M. MILCO. 1939. C. R. Soc. Biol. 132: 589-591.
- PELLIZI. 1910. Rev. Ital. di Neuropat. Psic. et Electrot. 3: 193.
- ROWNTREE, L. G. 1936. Endocrinology. 20: 348-357.
— J. H. CLARK, A. STEINBERG et A. M. HANSON. 1936. J. A.M.A. 106: 370-373.
- ROUSSY G. et M. MOSINGER. 1946. Neuro-Endocrinologie, Paris. 687.
- SIMONNET, H., L. THIÉBLOT et T. MELIK. 1951. Ann. Endocrin. 12, 2: 202.
— et L. THIÉBLOT. 1951. Acta Endocrinol. 7: 306-320.
— L. THIÉBLOT, T. MELIK et V. SEGAL. 1953. Bull. Assoc. Anat. 72.
- THIÉBLOT, L. 1947. J. Physiol. 39, 3: 321-330.
— NAUDASCHER et LE BARS. 1949. Ann. Endocrinol. 8, 5: 469.
— NAUDASCHER et LE BARS. 1949. Ann. Endocrinol. 9, 2: 192-194.
— H. SIMONNET, L. BATAILLE et T. MELIK. 1954. Journ. Physiol. 46.
- VINALS, E. 1935. C. R. Soc. Biol. 119: 259-289.
- VEGNA, G. et G. GANDOLFO. 1950. Boll. Soc. ital. Sper. 26, 1: 19-22.
- WITSCHI, E. 1940. Endocrinology. 27: 437-446.
- WISLOCKI, G. B. et E. W. DEMPSEY. 1948. Endocrinology. 42: 56-72.
-

N° 13. **K. Ponse, E. Charollais, R. Dovaz, P. Jeanneret, O. Libert, D. Weihs.** — Virilisation de Cobayes femelles par l'antuitrine S et dosages des métabolites urinaires des androgènes et des lutéaoïdes. Avec une planche double.

-(Station de Zoologie expérimentale, Genève.)

INTRODUCTION

C'est en 1931-1932 que STEINACH et KUN d'une part, GUYENOT et PONSE de l'autre, découvraient la masculinisation paradoxale de Cobayes femelles provoquée par l'injection d'extraits hypophysaires impurs.

Depuis lors, ils retrouvèrent la même propriété en ce qui concerne les prolans d'urine de femme enceinte. Le mécanisme de ces actions a été précisé par une série d'élèves: NAVILLE-TROLLET (1934-36), HODLER (1937), NALLY-ORTE (1940), TAILLARD et VEYRAT (1947), TAILLARD (1950).

PONSE a étudié en détail la virilisation des Rats (1952-55) et vient de présenter un rapport sur la « Fonction androgène de l'ovaire chez l'animal » (III^e Réunion des endocrinologistes de langue française, Bruxelles, 1955).

En Amérique, PAPANICOLAOU et FALK (1934-36), MORATOMANARO et ALBRIEUX (1941) ont repris la question sur Cobayes; GREENE et BURILL (1939), BRADBURY *et al.* (1939-41), DE JONGH *et al.* (1943-46) sur les Rats et PFEIFFER et HOOKER (1942) sur les Souris.

Il faut d'emblée bien faire la distinction entre l'action des extraits hypophysaires et celle des hormones placentaires. En effet, les extraits impurs d'hypophyse, à la fois gonado- cortico- et thyroïdiques, sont capables de viriliser même les femelles castrées (GUYENOT et PONSE, HODLER, NELSON, DAVIDSON et MOON), mais pas les sujets surrénalectomisés ou très peu les Cobayes surrénalectomisés subtotale (HODLER). Cette virilisation est donc surtout due à la cortico-surrénale, dont la sécrétion d'hormones sexuelles est stimulée par ces extraits pituitaires plurivalents. Cette découverte a été le point de départ de la démonstration de

l'action sexuelle d'extraits corticaux (PARKES-HODLER) ou de l'implantation de fragments du cortex, au moment même où REICHSTEIN isolait l'adrénostérone (1936).

Par contre, la masculinisation par les hormones gravidiques passent essentiellement par *l'ovaire* qui est absolument indispensable à la réaction: les gonadotropines choriales n'ont aucun effet sur femelles castrées et deviennent actives aussitôt qu'on greffe un ovaire à ces castrats (TROLLIET-Américains).

Il s'agit par conséquent d'un virilisme ovarien expérimental intéressant à comparer avec le virilisme tumoral ovarien spontané de la femme. Plusieurs auteurs ont essayé d'en préciser le mécanisme.

1. En premier lieu, on a démontré que l'on peut *surrénalectomiser* les Rats sans influencer la masculinisation par ces gonadotropines gravidiques (PONSE), sauf en ce qui concerne les réactions complexes des glandes salivaires (TAILLARD et VEYRAT; MOUTACHFI sur matériel de PONSE) et celle des glandes préputiales (PONSE).
2. On peut aussi masculiniser des Rats *hypophysectomisés* (DE JONGH et al., PONSE) ou à la fois *privés de leur hypophyse et de leurs surrénales* (PONSE). Loin d'atténuer la réaction, ces interventions l'intensifient, ce qui est net lorsqu'on utilise des doses modérées (20-40 UI par jour pendant trois semaines). Chez le Cobaye, D. WEIHS vient de confirmer ces faits en ce qui concerne l'hypophysectomie simple.
3. La virilisation se réalise sans hypophyse en présence de glandes endocrines atrophiées et peut se passer complètement de l'action des surrénales. Seul l'ovaire est transformé en une masse impressionnante de follicules détruits, dont les éléments thécaux, seuls survivants, sont frappés d'une hypertrophie remarquable et se multiplient activement par mitoses (WEIHS). Les granulosa des follicules tertiaires ayant été supprimées par l'atrésie massive consécutive à l'hypophysectomie, l'ovaire devient une culture pure de ce tissu « crinogène », thécal ou théco-interstitiel, dont GUYENOT a si bien défini la genèse (1936-1946). L'activité de ce tissu peut être mesurée par son hypertrophie grâce à la méthode de l'étude de *l'index nucléaire* moyen par unité de surface (GUYENOT, 1946, p. 29). Nous avons largement utilisé cette méthode qui rend des services inappréciables.

4. Toutefois, l'étude *cytochimique* est nécessaire, la simple hypertrophie cellulaire pouvant persister malgré la régression de l'état activé. Tout se passe comme si le facteur gonadotrope LH, actif sur animaux hypophysectomisés ou non, accumule dans ce tissu les précurseurs des stéroïdes, puis les stéroïdes eux-mêmes, dont une partie peut être transmise à la granulosa des follicules en présence de l'hypophyse et des gonadostimulines FSH et LH; cette granulosa les utilise pour la fabrication des corps jaunes et des hormones progestatives.
5. Il faut souligner que *cette virilisation est accompagnée d'une féminisation aberrante* au cours de la seconde moitié du traitement; mais pas chez les femelles hypophysectomisées.

En résumé, les gonadotropines choriales virilisent puis féminisent les femelles, en présence d'ovaires qui se modifient considérablement en cours de route, et ceci peut se réaliser (sans féminisation) en l'absence de l'hypophyse et des surrénales.

Pour apporter une confirmation de ces déductions tirées de laborieuses études histo-physiologiques, il faudrait apporter quelques preuves biochimiques.

MORATO MANARO et ALBRIEUX ont démontré l'action biologique virilisante de l'urine et des produits de broyage des ovaires crinogènes en prenant pour test l'action locale par application sur la crête du chapon.

Chez la femme, l'étude des *17-cétostéroïdes*, des *phénolstéroïdes* et des *métabolites d'hormones lutéales* a été effectuée dans l'urine après injection de doses massives uniques (50.000 UI), ou répétées (10.000 UI, 15 jours) de gonadotropines gravidiques (voir en particulier les travaux de SEGALOFF *et al.* et de PLATE): après fractionnement chromatographique des 17-cétostéroïdes, il semble bien qu'il y ait un excès d'androgènes ovariens, mais aussi d'oestroïdes et de lutéoïdes (GBS 13). Toutefois il faut le signaler aussi chez les castrats humains des deux sexes (GARRONE et BEAULIEU; BORELL); ce qui pose le problème de la participation cortico-surrénalienne à la genèse de ces stéroïdes. L'étude des métabolites urinaires sur des animaux de laboratoire ouvre une nouvelle voie, puisqu'ils sont aisément accessibles à l'expérimentation.

Avec un groupe de jeunes chercheurs et en collaboration avec le professeur M.-F. JAYLE, de Paris, dont nous appliquons les

techniques de base, nous avons entrepris une patiente investigation de ces métabolites urinaires chez le Cobaye, désirant par là continuer et compléter l'œuvre de l'Ecole GUYENOT dans ce domaine, à laquelle l'une de nous participe depuis vingt-cinq ans.

C'est pour nous un plaisir particulier d'offrir à notre maître E. GUYENOT l'hommage de nos premiers efforts, sans doute encore bien fragmentaires, mais que nous désirons lui dédier, en reconnaissance de l'hospitalité qu'il nous a accordée dans son Institut de Zoologie expérimentale et en témoignage de notre admiration pour l'une des œuvres de sa vie.

Sans doute, nous n'aurions pu accomplir ce travail si le Fonds national suisse pour la Recherche scientifique n'avait mis à notre disposition les moyens nécessaires et nous lui témoignons également toute notre gratitude.

Nous avons encore devant nous un travail ardu et long que nous souhaitons cependant pouvoir réaliser.

La présente note préliminaire est le fruit de la collaboration de six chercheurs:

- D. WEIHS pour les hypophysectomies du Cobaye, les traitements et l'observation des animaux,
- K. PONSE et D. WEIHS pour l'étude histologique et la direction des recherches,
- O. LIBERT et R. DOVAZ pour le dosage des métabolites d'hormones progestatives (GBS 7 = glycuronides butylosolubles au pH 7),
- E. CHAROLLAIS et P. JEANNERET pour le dosage fractionné des 17-cétostéroïdes neutres métabolites des androgènes.

Dans ce premier travail, les oestroïdes n'ont malheureusement pas encore pu être dosés, ce qui est actuellement en voie de réalisation, puisque le professeur JAYLE a bien voulu s'en charger lui-même, à Paris.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

a) *Produits et doses utilisés.*

Parmi plus de 120 animaux déjà étudiés, nous ne retiendrons que ceux qui ont été traités par l'Antuitrine S que la maison PARKE DAVIS a mise gracieusement à notre disposition.

Dans les essais précédents de l'Ecole GUYENOT, à Genève, la standardisation des prolans fabriqués par nous-mêmes n'ayant pas été faite, il était impossible d'estimer la valeur des doses utilisées, les centimètres cubes d'urine contenant des quantités trop variables d'hormones, surtout après concentration et extraction. C'est pour-quoi nous nous sommes adressés, en nous limitant volontairement, à deux produits commerciaux: l'*Antitruine S* et le *Physex Leo*.

Pour uniformiser nos résultats, nous avons injecté dans cette série 150 UI d'Antuitrine S par jour, une fois, huit fois, dix fois, vingt fois et nous avons autopsié les animaux le lendemain de la dernière injection. Les doses totales ont été de 150, 1200 et 3000 UI et les doses relatives moyennes de 0,30 à 0,38 UI par gramme d'animal.

b) *Animaux et régimes.*

Les Cobayes utilisés étaient des femelles adultes, de 4 à 5 mois, pesant de 445 à 555 grammes au début de l'expérience et ayant déjà eu 3 à 5 cycles oestriens avant le traitement. Chez ces gros Cobayes, la quantité d'urine nécessaire pour les dosages est suffisante (50 à 100 cm³ par jour). Les études ont été faites en mars et en juillet, c'est-à-dire au moment où leur régime alimentaire est riche en verdure (pissenlits surtout), ce qui est fort important pour le maintien d'un taux normal de 17-cétostéroïdes. En effet, le régime composé uniquement de betteraves et de son dénaturé d'après guerre provoque l'effondrement de certaines fractions de ces métabolites (CHAROLLAIS).

c) *Observation des animaux.*

Le *pedigree*, l'évolution pondérale et celle des cycles oestriens ont été soigneusement étudiés par D. WEIHS: le poids et même l'âge absolu étant moins importants à connaître que l'état physiologique endocrinien qui joue un grand rôle en ce qui concerne la sensibilité hypophysaire à des stimulations indirectes (hypophyso-trope acmogène de l'urine gravidique et virilisation par des androgènes); malgré ces soins, il y subsiste toujours une variabilité individuelle de réaction.

Les animaux ont été pesés deux fois par semaine, avant et pendant le traitement. L'état de leur orifice vaginal, de leur clitoris

et de leurs mamelons noté, et des croquis soigneux à la chambre claire effectués lors de l'autopsie. Au moment de cette dernière, une photographie du tractus génital avec *externa genitalia* et ovaires a été faite et les organes suivants pesés: ovaires, surrénales, thyroïdes et hypophyse avec calcul de leur poids relatif en milligrammes par 100 grammes de poids du corps.

d) *Méthodes histologiques.*

Les organes ont été fixés au liquide de Bouin, emparaffinés, coupés à 6 mus et colorés simplement à l'hémalum-acide-éosine, ou par l'azo carmin-bleu d'aniline de Mallory-Haidenhain. Les coupes d'hypophyse, fixée selon Romeis au sublimé salé-formol, ont été colorées à l'azan. Un ovaire, une surrénale et un fragment de corne utérine, fixés au formol neutralisé, ont été coupés à la congélation, puis colorés à l'hémalum-rouge Soudan pour l'étude des lipides soudanophiles: celle-ci est fort importante, non seulement au point de vue de la délipidation de la surrénale après hypophysectomie, mais encore pour les réactions utérines (O. PORTE) et surtout en ce qui concerne l'état du tissu crinogène que l'on suppose responsable de la sécrétion virilisante: en effet, à l'état très actif, ces cellules sont hypertrophiées et *soudanophobes*, et ne se chargent de lipides en excès qu'à la fin de l'expérience, lorsqu'un état régressif dû à « l'accoutumance » se réalise, quand des anti-hormones neutralisent le LH exogène injecté.

Dans les méroxanthosomes et les follicules pré-lutéiniques, la présence de fins lipides soudanophiles accompagne invariablement la sécrétion de progestérone ou de lutéoïdes, dont les métabolites se retrouvent en excès dans l'urine. Il est nécessaire de pratiquer des coupes sériees des ovaires pour dépister l'action des moindres reliquats préhypophysaires: en effet, sous l'action de la puissante stimulation gonadotrope, des reliquats microscopiques sont capables de conditionner la formation, dans l'ovaire, d'un ou de quelques méroxanthosomes, alors que le poids des surrénales et des thyroïdes indique une régression importante malgré la présence de ces très petits reliquats.

Après hypophysectomie, il va de soi qu'un examen macroscopique soigneux a été pratiqué sous un grossissement de 10 diamètres à l'autopsie, tant au niveau du tuber que sous la tente hypophysaire

intacte et dans le trou de trépanation. La technique améliorée de l'hypophysectomie par voie parapharyngienne sera publiée ailleurs.

L'examen de la réaction histologique du vagin et de la corne utérine complète obligatoirement le diagnostic posé sur l'état ovarien.

L'étude de l'index nucléaire a permis à D. WEIHS de précieuses observations: de ± 35 à l'état normal, il s'abaisse à 28,1 quatre jours après une seule injection sur animal hypophysectomisé et à 10,5 à 16,1 à partir de la huitième injection et jusqu'à la fin des observations.

e) *Masculinisation.*

Le début de la masculinisation du *clitoris* de nos Cobayes (seul signe possible de cette réaction en plus des glandes anales) s'observe précisément entre le huitième-douzième jour des injections: les éminences blanches chitineuses arrondies, appliquées à droite et à gauche du gland clitoridien incomplet, se détachent en bloc et deviennent pointues, prenant la valeur de crochets homologues de ceux du pénis des Cobayes mâles. Le repli balano-préputial se clive, le gland devient dévaginable. Dans la suite, il s'accroît, se couvre de petits tubercules (odontoïdes cornés) en même temps que la sécrétion sébacée de petites glandes préputiales diffuses le recouvre.

f) *Etudes métaboliques.*

Les Cobayes sont des animaux émotifs et sociaux, qui supportent très mal le transfert dans des cages métaboliques sans litière, dans lesquelles on suspend une touffe de pissenlits et un godet étroit rempli de son. Ce transfert peut occasionner une refus de nourriture et un *stress* caractéristique. Le taux des 17-cétostéroïdes baisse de façon globale. Il s'agit donc de mettre ces animaux en cages métaboliques au moins quatre à cinq jours avant la récolte des urines. Celle-ci est faite sur plateaux de zinc soigneusement lavés quotidiennement et additionnés d'un mélange désinfectant: 1 cm³ de Merfen + 2 cm³ de butanol. Les crottes passent au travers d'un premier plateau amovible à grosses mailles et sont retenues sur un deuxième plateau à fin grillage.

Les méthodes d'hydrolyse et d'extraction, le fractionnement et la purification des extraits, les précautions nécessaires pour la

reprise par un solvant approprié et la mesure colorimétrique à l'électrophotomètre Unicam ont été décrits dans deux notes précédentes de E. CHAROLLAIS et de K. PONSE, O. LIBERT et R. DOVAZ, après modification des techniques de base mises au point par JAYLE et aidé de ses précieux conseils. Ces études sont excessivement longues et laborieuses et ne peuvent être faites sur plus de quatre à cinq animaux à la fois.

I. COBAYES FEMELLES NORMALES ADULTES VIRILISÉES PAR L'ANTUITRINE S.

Cinq Cobayes de 4-5 mois pesant 465 à 555 g. au début de l'expérience et 530 à 615 g. à la fin, ont reçu 150 UI d'Antuitrine S par jour (10 fois: n° 352) ou 20 fois, soit une dose totale de 1500 et de 3000 UI et une dose relative de $\pm 0,30$ UI par gramme d'animal.

Ces femelles avaient eu précédemment 5 ruts et leur vagin s'est ouvert en fin d'expérience, les 10^e, 14^e, 18^e jour.

A l'autopsie, le 21-23^e jour, les mamelons étaient gros, turgescents: 4,5 à 7,5 mm., leur clitoris dévaginable et recouvert de tubercules sur le gland; les crochets mesuraient de 1,2 à 2,5 mm. Ceux de la femelle n° 329 ont mal réagi. Les ovaires très gros chez les femelles n° 226 (214 mg.), 327 (199 mg.), 329 (116 mg.) et 352 (248 mg. le 10^e jour), étaient plus petits chez la femelle 328 (93 mg.). Ils présentent une triple réaction:

- a) Un état crinogène fort, cytologiquement régressé et lipidique, des atrésies thécales avec un index de 11,6 (femelle 352, 10^e jour), 14,75 (femelle 329), 15,5 (femelle 327), 17 (femelle 226) et 19,5 (femelle 328, ayant de moins gros ovaires).

Au 21^e jour, ce tissu est vacuolisé et lipidique tandis qu'au 10^e jour il est encore soudanophile, éosinophile et non vacuolisé (femelle 352). Il semble que l'Antuitrine S conditionne plus rapidement la formation d'anticorps que le Physex qui est probablement plus pur.

- b) En présence de l'hypophyse de l'animal, il y a eu, en outre, formation:

1^o de deux gros méroxanthosomes, le 10^e jour (réaction au facteur α hypophysotrope + LH lutéinisant), comme on peut le constater sur la photographie n^o 1a;

2^o apparition de nombreux follicules de grande taille, pré-lutéiniques et à fins lipides soudanophiles, surtout dans les cellules palissadiques de la granulosa hypertrophiée, bordant la membrane de Slavjanski, ainsi que dans l'ovocyte en atrophie; ces follicules refoulent devant eux les masses crinogènes atrophiques déformées et soudanophiles (pl. fig. 2a et 3a).

Il reste deux ou trois cicatrices très vacuolisées correspondant aux gros méroxanthosomes du début, tandis que chez la femelle 328, en fin d'expérience, ceux-ci sont encore actifs, non vacuolisés, peu lipogènes, ce qui a retardé quelque peu la réaction de croissance folliculaire et inhibé l'hypertrophie ovarienne. Cette réaction de folliculo-stimulation, couplée à une faible évolution pré-lutéinique, se déclenche au cours de la dernière semaine du traitement et est due vraisemblablement au déversement d'une hormone FSH hypophysaire endogène, chez un animal virilisé, qui a déjà neutralisé par des antihormones l'action inhibitrice de l'état crinogène déclenché par le LH exogène injecté. L'hypophyse de ces femelles fonctionne comme celle des mâles (excès de FSH, peu de LH); il se pourrait du reste que ce soient les centres hypothalamiques excito-sécréteurs gonadotropes qui soient modifiés (voir ALLOITEAU).

A partir de ce moment, l'ovaire sécrète certainement des oestrogènes, et en moindre quantité des hormones lutéales, ce qui se traduit par une mucification exagérée du vagin avec leucocytose localisée (pl., fig. 2b) et une faible stratification de la couche basale (pl., fig. 3b) (femelles 226 et 327); cette réaction est plus forte chez la femelle 329, dont une partie des villosités vaginales se stratifie et se kératinise sous la couche muqueuse, et on constate un état de plein rut chez la femelle 328, à follicules non pré-lutéiniques.

Les cornes utérines sont grosses et plus arrondies et présentent une évolution caractéristique: l'épithélium de l'endomètre forme des franges prononcées, voire polypeuses, et entre partiellement en métaplasie vaginale localisée (femelle 328). Les glandes se dilatent, parfois de façon très prononcée. Le chorion est fibrosé dans sa portion juxta-musculaire. Le myomètre est gros, bien développé; une abondante sécrétion remplit la lumière de ces cornes utérines

et les lipides soudanophiles font défaut dans l'épithélium (pl., fig. 2c, 3c).

En somme, il y a un début d'hyperplasie glandulo-kystique avec ou sans métaplasie et de fibromyose exagérée, traduisant, semble-t-il, une sécrétion prononcée d'oestrogènes endogènes en synergie avec des doses faibles de progestérone.

Cette féminisation aberrante secondaire qui accompagne si régulièrement la virilisation spontanée ou expérimentale dans d'autres cas analysés par K. PONSE, dans son rapport de Bruxelles 1955, pourrait-elle être due à une action paradoxale, folliculoïde d'androgènes ovariens polyvalents, « amphisexuels », du type de la déhydro-iso-androstérone ou de l'androstènediol ? L'explication est tentante, mais la virilisation pure des animaux traités après hypophysectomie va nous rendre prudents.

II. VIRILISATION DE FEMELLES HYPOPHYSECTOMISÉES TRAITÉES PAR L'ANTUITRINE S.

Quatre femelles ont été hypophysectomisées au même âge et au même poids et traitées exactement de la même façon :

8 injections de 150 UI = 1200 UI (femelle 224)

20 injections de 150 UI = 3000 UI (femelles 238, 221, 222).

Une cinquième femelle, traitée de même, est à l'étude (femelle 349), étant atteinte d'alcaptonurie, elle a donné des résultats de dosages urinaires aberrants.

Bien qu'ayant eu 3 à 5 ruts avant l'opération et le traitement, aucune de ces femelles n'a présenté d'ouverture vaginale, contrairement à ce qui se passait dans la série précédente en présence d'hypophyse, et les mamelons sont restés petits ou flétris (2,8 mm.; 3 mm.; 3,8 mm.; 3,5 mm.). Deux femelles (238 et 349) ont présenté une mucification vaginale avec légère stratification sous-jacente et des cornes utérines, trop grosses, présentant un œdème chorial léger, une forte hyperémie et un endomètre frangé: dans l'ovaire, on a noté la présence d'un nombre inusité de jeunes follicules au début de leur croissance, ce qui laisse supposer l'existence d'un très petit reliquat hypophysaire ayant échappé à l'observation lors de l'autopsie.

Le vagin des quatre autres femelles est resté aussi fermé et celui des trois premières à l'autopsie, en strict dioestre (pl., fig. 5*b*). Leurs cornes utérines, petites, ne présentaient aucune réaction d'hyperplasie glandulo-kystique et la paroi de la cavité était bordée d'un épithélium rectiligne cubique (pl., fig. 5*c*).

Or ces cinq femelles se sont parfaitement virilisées: on ne saurait par conséquent mettre la réaction de féminisation aberrante secondaire sur le compte de la polyvalence amphisexuelle, d'androgènes ovariens, elle est bien plutôt en relation avec une évolution folliculaire prononcée et multiple avec tendance lutéinique, qui se réalise seulement lorsque l'hypophyse est en place et qui conditionne les réactions vaginale, utérine et mammaire aberrantes.

En ce qui concerne la virilisation, elle débute après 8 injections (femelle 224) et est nette après 20 injections, quoique moins forte chez la femelle 222 (index nucléaire de 16,75); les autres femelles avaient des index de 12,4; 15,6; 16,8 et 18. Mentionnons qu'une femelle hypophysectomisée témoin, mais qui avait reçu par erreur une seule injection de 150 UI quatre jours avant l'autopsie, présentait un index nucléaire de 28,1, ce qui représente une chute très rapide à partir de ± 45 (hypophysectomisés absolus).

Les ovaires sont complètement hépatisés dès le 8^e jour, la réaction crinogène très belle (pl., fig. 4); le *rete ovarii* est parfois très kystique. A peine voit-on, ici et là, quelques jeunes follicules tertiaires (plus nombreux et de taille moyenne chez la femelle 222 et la femelle 349). Le tissu crinogène est surchargé de lipides soudanophiles et très vacuolisé sur coupes à la paraffine, au 21^e jour (pl., fig. 5*a*).

SURRÉNALES ET THYROÏDES.

Contrairement aux Cobayes traités par le Physex, les animaux hypophysectomisés recevant de l'Antuitrine S, présentent à l'autopsie, après 21 jours de traitement et 28 jours de privation d'hypophyse, des surrénales trop grosses: 45 %, 51 % au lieu de ± 30 %. Une femelle, n° 224, a même un poids relatif de 101 %, mais cela est dû à un fort amaigrissement dans ce cas, le poids absolu de ses surrénales était pareil à celui des autres femelles. Il est à noter que toutes ces surrénales sont surchargées de lipides soudanophiles dans la plus grande partie du cortex: nous attribuons ce fait à l'action

d'une impureté corticotrope contenue vraisemblablement dans l'Antuitrine S et qui est absente dans le cas du Phyxex.

Les thyroïdes (11 %, 12,5 %, 14 %, 14,8 %, 21,3 %) ont pu aussi être partiellement stimulées par un contaminant thyroérotrope et le tissu interstitiel de Wölfler hyperplasié témoigne d'une activation précédente. Les animaux témoins de la série I avaient d'assez grosses thyroïdes (13,4 %, 17,6 %, 25,2 %, 18,8 %): ces Cobayes-là avaient séjourné à une température trop basse et leur régime n'a pas été contrôlé au point de vue goitrigène.

En résumé, l'Antuitrine S, à ces doses massives, masculinise, aussi bien les Cobayes hypophysectomisés que les femelles entières, mais la réaction ovarienne terminale est fort différente: sans hypophyse, la phase terminale de stimulation folliculaire fait défaut et, corrélativement la féminisation aberrante n'a pas lieu. Il doit y avoir, par conséquent, des hormones et des métabolites différents, ce qui devrait pouvoir être démontré par les dosages urinaires. Hélas ! dans l'état actuel de nos recherches, seuls les animaux entiers ont fait l'objet des dosages.¹ Néanmoins, l'étude de leurs métabolites est intéressante mais doit être considérée comme une première tentative de vérification biochimique des faits morphologiques observés.

MÉTABOLITES URINAIRES.

1. 3- α -STÉROIDES NEUTRES GLYCURO-CONJUGUÉS (GBS 7).

Les glycuronides butylo-solubles au pH 7 ont été dosés après lavage au pH 13 pour éliminer les substances hydro-solubles en milieu alcalin. Rappelons que le rapport:

$$R = \frac{\text{GBS 7 en gammas par 24 heures}}{\text{poids moyen de l'animal en grammes}}$$

lorsqu'il dépasse 1 est caractéristique de la présence d'un corps jaune ou d'un méroxanthosome, ou encore d'un placenta fonctionnels.

¹ La femelle 349 a fait l'objet de dosages urinaires. Malheureusement l'alcaptonurie et la présence probable d'un très petit reliquat hypophysaire ayant stimulé le vagin et la corne utérine et provoqué le développement de trop gros follicules en petit nombre, n'est pas démonstrative comme type de dosage sur ♀ hypophysectomisées.

L'urine des trois femelles, n^o 327, 328 et 329, non hypophysectomisées, a été dosée par M^{mes} LIBERT et DOVAZ, juste avant la première injection, ainsi qu'aux 1^{er}, 2^e, 3^e, 4^e, 5^e, 7^e, 9^e, 15^e et 19^e jours du traitement. La veille du traitement, ces femelles en dioestres et au début du métoestre (avant la montée correspondant à l'activité du corps jaune), présentaient un taux de GBS 7 allant de 300 à 400 gammas par 24 heures, le poids étant de 525 à 545 g.

Les résultats peuvent se lire sur le graphique, en haut, et montrent:

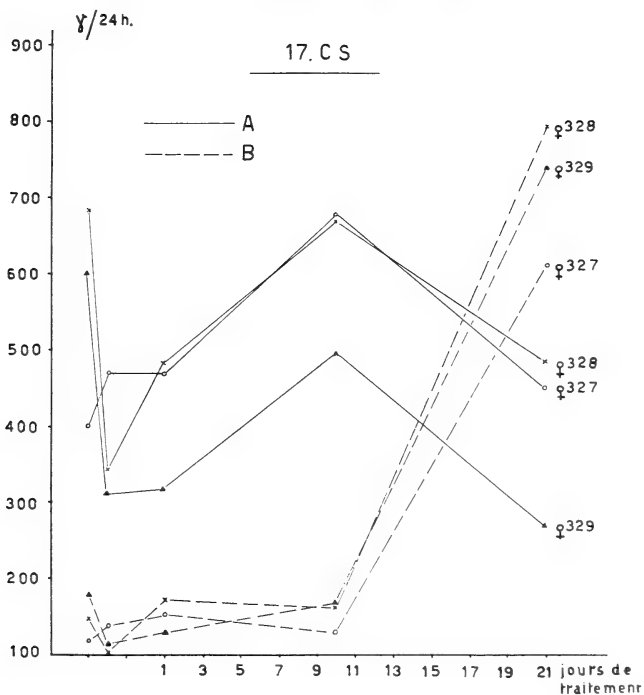
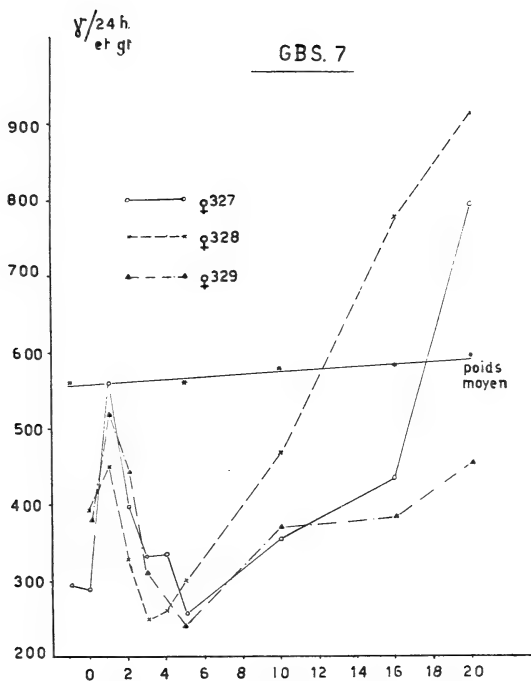
- a) Une montée nette des GBS 7 après la première injection chez les trois femelles; cependant le taux ne dépasse pas le poids moyen, qui est juste atteint par la femelle 327 (montée, pour les trois femelles, entre 450 et 550 gammas par 24 heures). Il semble qu'il y ait eu à ce moment une tendance à la sécrétion de lutéoïdes. Ce fait s'observe du reste chez toutes les femelles entières traitées par n'importe quelle préparation de gonadotropine chorionique et correspond peut-être à la formation de 1 à 3 méroxanthosomes, que l'on retrouve encore au 8^e jour et qui traduisent, chez ces femelles adultes entières, l'action combinée du facteur α hypophysotrope et acmogène et du facteur lutéinisant LH. La réaction que l'on observe en fin d'expérience est très différente et porte sur un grand nombre d'unités folliculaires stimulées par un facteur FSH;
- b) A cette première ascension succède une chute marquée à environ 250 gammas/24 heures au 3^e-9^e jour et une nouvelle ascension modérée et non significative entre le 10^e et le 16^e jours, au moment du début de la masculinisation. La femelle 328 présente cependant déjà une ascension précoce exceptionnelle avant le 16^e jour et c'est elle qui a précisément au 21^e jour, deux gros

Graphique des GBS 7 et des 17 CS au cours du traitement de Cobayes femelles adultes entières par 150 UI/jour d'Antuitrine S.

En haut: Les métabolites des hormones progestatives (GBS 7).

En bas: Les métabolites des androgènes (17 CS neutres, fractionnés). La fraction A correspond principalement à l'androstérone et l'étiolanolone; la fraction B à la déhydro-iso-androstérone.

Le poids moyen est indiqué sur le graphique du haut.



méroxanthosomes encore actifs, un rut complet et un ovaire dont l'évolution folliculaire a été nettement freinée;

- c) Cette montée finale des GBS 7 se réalise chez les autres femelles plus tardivement, après le 16^e jour, comme c'est le cas habituel. Le degré de cette élimination est du reste très variable: relativement forte chez la femelle 327 (792 gammas/24 heures, $R = 1,29$) et faible pour la femelle 329 (454 gammas/24 heures, $R = 0,7$). Chez la femelle 328 à méroxanthosomes volumineux et très actifs, le taux est de 921 gammas/24 heures et $R = 1,54$.

Ces quelques faits sont évidemment trop peu nombreux mais tirent leur signification des deux considérations suivantes:

- 1^o Il en est de même chez de nombreuses autres femelles ayant déjà fait l'objet de dosages après injections de Physex ou de prolan gravidique préparé au laboratoire;
- 2^o Il y a concordance remarquable entre les variations individuelles histologiquement constatées et celles que dévoilent le dosage urinaire.

La femelle 329 se comporte exactement comme les femelles prépubères étudiées ailleurs et a une folliculo-stimulation moins nette, avec un état crinogène hépatisé fort ($\text{index} = 14,75$) et un rapport bas ($R = 0,7$).

II. 17-cétostéroïdes neutres.

Le dosage de ces métabolites a été effectué après triple fractionnement: les urines amenées au pH 4,7 et additionnées de 50% de tampon acétique sont hydrolysées à reflux pendant 5 heures, puis extraites à l'éther, ce qui fournit une première fraction B (correspondant vraisemblablement à la *déhydro-iso-androstérone* plus un artefact d'hydrolyse). L'urine résiduelle amenée à pH 11 est extraite au butanol et, après évaporation au vide et reprise au méthanol, est hydrolysée au suc d'escargot pendant 36 heures à 37°: après une nouvelle extraction étherée on obtient la fraction A (principalement formée d'*androstérone* et d'*étiocolanolone*). Le dernier résidu est acidifié au pH 2,5 et extrait au butanol, pour être ensuite traité comme la fraction A, c'est-à-dire hydrolysé par

le suc d'escargot: ceci donne la fraction C (17-cétostéroïdes oxygénés en 11). Il est en effet préférable de ne pas soumettre les stéroïdes conjugués à l'hydrolyse brutale par les acides minéraux à un pH trop acide.

Les modifications apportées à la technique de mesure colorimétrique sont indiquées dans la note de E. CHAROLLAIS (1955).

Les dosages ont été faits sur les mêmes Cobayes 327, 328 et 329, utilisés pour les GBS 7 et l'urine a été recueillie 2-3 jours avant la première injection, puis 24 heures plus tard, ensuite après la 9^e injection, juste au début de la masculinisation, enfin le 21^e jour, immédiatement avant l'autopsie.

Les résultats peuvent se lire sur le graphique, en bas:

Fraction A.

1. Avant traitement.

Chez les femelles 328 et 329, examinées en plein rut (vagin ouvert), le taux de la fraction A était de 685 gammas/24 heures (n° 328) et de 602 gammas/24 heures (n° 329). Par contre, celui de la femelle 327 n'était que de 400, et cet animal était en di-oestre. Les deux premières femelles ont présenté le lendemain une chute marquée à 342 et 313 gammas/24 heures (probablement lors du métoestre).

2. En cours de traitement.

a) 24 heures après la première injection, il n'y a pas eu de changement chez les femelles 327 et 329, tandis que la femelle 328 monte légèrement de 342 à 484 gammas/24 heures.

b) Après 9 injections, les trois femelles présentent une nette ascension (de 478 à 675 gammas/24 heures et de 318 à 497 gammas/24 heures pour la femelle 329). Il y a donc une apparente ascension des métabolites androgènes exactement au moment où débute la masculinisation.

c) A la fin du traitement, il y a retour au point de départ, comme on peut le voir sur le graphique.

Fraction B.

En ce qui concerne cette fraction, les chiffres varient peu et restent bas jusqu'à la 9^e injection, peut-être même après, mais remontent très fortement en fin d'expérience: ils passent de

143 gammas/24 heures en moyenne à 614 gammas (n° 327), à 740 gammas (n° 329) et à 795 gammas (n° 328). Il semble que la corticosurrénale participe tardivement à l'activation due aux gonadotropines, mais il faudrait encore préciser le moment exact de cette réaction. On sait que les oestrogènes sont cortigènes par voie hypophysaire et il se peut que cette ascension finale soit une réaction à la stimulation folliculaire observée en fin d'expérience ou à un contaminant corticotrope de l'Antuitrine S.¹

Fraction C.

Cette fraction, très variable au début, semble fléchir nettement en fin d'expérience.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. L'Antuitrine S, injectée à raison de 150 UI par jour à des Cobayes femelles adultes entières, virilise leur clitoris à partir du 8^e jour en présence d'une réaction « crinogène » caractéristique du tissu théco-interstitiel de leurs ovaires. Cette dernière peut être mesurée par l'abaissement de l'index nucléaire moyen de ce tissu de ± 35 à 10-16, dès le 8^e jour et jusqu'à la fin de l'expérience. Toutefois, à cette époque, la surcharge des cellules en lipides soudanophiles indique une régression de l'état sécrétoire actif par formation d'antihormones qui neutralisent l'action du facteur LH urinaire injecté: état « d'accoutumance ».

2. Sur femelles hypophysectomisées, la masculinisation se réalise tout aussi bien avec les mêmes caractéristiques de ce tissu crinogène.

3. Chez les femelles entières, la fraction A des 17-cétostéroïdes monte nettement pour atteindre un maximum mesuré au moment du début de la masculinisation et rebaisser ensuite au taux normal: elle mesure peut-être les métabolites des androgènes ovariens dont la production a été stimulée par le facteur LH, seul actif sur femelles hypophysectomisées, virilisées. Par contre, il y a une chute constante des GBS 7: la progestérone et les hormones lutéales ne sont pas nécessaires à la virilisation.

¹ Chez la ♀ hypophysectomisée alcaptonurique n° 349, il n'y a pas cette ascension finale de la fraction B et il semble qu'il ne s'agisse pas d'une action d'un contaminant corticotrope.

4. Chez les femelles adultes, non opérées, et aux doses utilisées, le facteur α hypophysotrope acmogène, en combinaison avec l'hormone lutéinisante LH de l'urine gravidique, conditionne tout d'abord la formation d'un ou deux méroxanthosomes bien lutéinisés que l'on retrouve au 10^e jour. Ceux-ci régressent en général (sauf chez la femelle 328) en fin d'expérience. A cette évolution initiale correspond une montée modérée mais brusque des GBS 7, contenant des métabolites des lutéoïdes ovariens, qui ne dépassent toutefois pas l'unité dans le rapport défini par O. LIBERT; il s'agit de la production discrète d'hormones lutéales par des formations qui ne sont pas de vrais corps jaunes.

5. Au cours de la seconde moitié du traitement, le développement exagéré de multiples follicules traduit la décharge secondaire d'un puissant facteur FSH préhypophysaire, très différent du facteur hypophysotrope de l'urine injectée. Son action, combinée à celle de traces de LH endogène non neutralisé par la formation d'anticorps (pas d'autoimmunisation) conditionne l'évolution « pré-lutéinique » de ces follicules de grande taille, et les premières étapes de la genèse de multiples méroxanthosomes kystiques.

A ce moment, il y a une forte et tardive ascension des GBS 7 urinaires, traduisant ce fonctionnement lutéal multiple et le rapport passe au-dessus de l'unité: il est du reste strictement proportionnel au degré de la réaction ovarienne.

6. L'action de folliculo-stimulation secondaire conditionne une féminisation périphérique aberrante: *a*) ouverture vaginale avec mucification exagérée, stratification inhibée ou retardée et partielle; *b*) évolution glandulo-kystique avec fibromyose discrète de la corne utérine; *c*) développement mammaire gravidique. Dans cette série, le dosage des oestroïdes n'a pu être fait, si bien qu'on ne peut confirmer biochimiquement cette réaction.

7. Cette féminisation tardive ne s'observe pas après hypophysectomie complète et corrélativement, l'ovaire ne présente aucune trace de stimulation folliculaire pré-lutéinique.

8. Cette absence de réaction des femelles hypophysoprives — par ailleurs dûment virilisées — exclut l'hypothèse d'une action polyvalente d'androgènes ovariens spéciaux, à action « amphisexuelle » du type de la déhydro-iso-androstérone, par exemple. Ce métabolite paraît cependant exister en excès dans l'urine des femelles entières à la fin de l'expérience (montée significative de la

fraction B des 17-cétostéroïdes neutres). Ce dernier fait paraît indiquer la participation tardive de la cortico-surrénale à la réaction à l'Antuitrine S.

9. Ce produit semble être par ailleurs légèrement contaminé par un facteur corticotrope (et thyroïdrotrope ?), ce qui se traduit par une chute incomplète du poids des surrénales des animaux hypophysectomisés depuis plus de quatre semaines et par une nette surcharge lipidique, que l'on n'observe pas après utilisation du Phyxex.

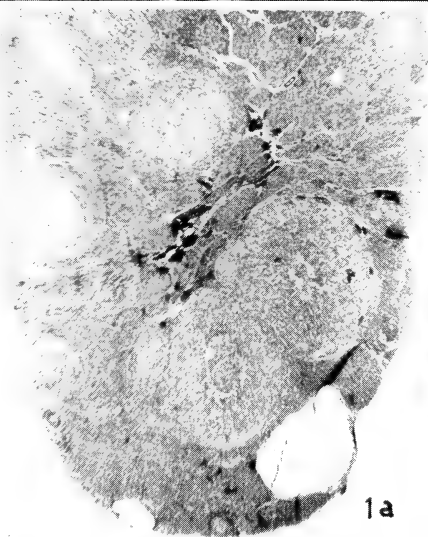
En résumé, l'action virilisante et féminisante aberrante secondaire provoquée par l'Antuitrine S sur Cobayes femelles adultes non hypophysectomisés se reflète de façon remarquable dans les quelques mesures des métabolites urinaires que nous avons entreprises. Cette étude est encore tout à fait partielle et préliminaire mais ouvre des perspectives encourageantes.

AUTEURS CITÉS

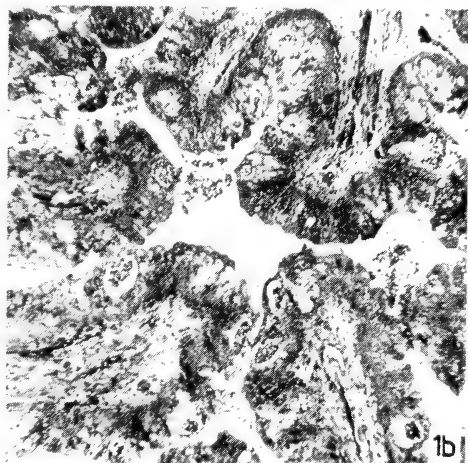
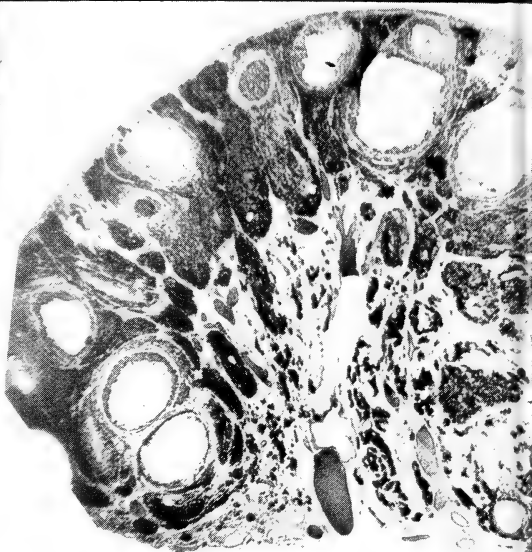
- BORELL, U. 1954. *The effect of large doses of human chorionic gonadotrophine on the excretion of neutral 17-ketosteroids in women*. Acta endocr. 17: 13-21.
- BRADBURY, J. T. and F. J. GAENSBAUER. 1939. *Masculinization of the female Rat by gonadotropic extracts*. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 41: 128-131.
- BRADBURY, J. T. 1941. *Permanent after-effects following masculinization of the infantile Rats*. Endocr. 28: 101-106.
- BROWN, W. E. and J. T. BRADBURY. 1947. *A study of the physiologic action of chorionic hormone: the production of pseudo-pregnancy in women by chorionic hormone*. Am. J. Obst. a. Gyn. 53: 749-757.
- CALLOW, R. K. and A. S. PARKES. 1936. J. of Physiol. 87: 28.
- CHAROLLAIS, E. J. 1955. *Contribution à l'étude de la réaction de Zimmermann en vue du microdosage des 17-cétostéroïdes neutres dans l'urine*. Bull. Soc. Chim. Biol. 37: 299-305.
- CLAESSON, L. and N. A. HILLARP. 1948. *Sterol content of the interstitial gland and corpora lutea of the Rat, Guinea-pig and Rabbit ovary during pregnancy, parturition and lactation*. Acta Anat. 5: 301-305.
- and N. A. HILLARP. 1947. *The formation mechanism of oestrogenic hormones. II. The presence of the oestrogen-precursor in the ovaries of rats and guinea-pigs*. Acta Physiologica Scand. 14: 102-119.

- DAVIDSON, C. S. and H. D. MOON. 1936. *Effect of adrenocorticotrophic extracts on accessory reproductive organs of castrated Rats*. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 35: 281-282.
- DESCLIN, L. 1938. *A propos de l'activité androgénique de l'ovaire*. C. R. Soc. Biol. 128: 537-538.
- DOVAZ, R., O. LIBERT et K. PONSE. 1951. *Variations de l'élimination urinaire des stéroïdes chez le Cobaye femelle après masculinisation*. Acta endocr. 8: 371-379.
- FALK, E. A. and G. N. PAPANICOLAOU. 1936. *Effects of pregnancy urine extracts upon normal and transplanted gonads and upon the externa genitalia in the Guinea-pig*. Anat. Rec. 63 suppl., p. 16.
- GAARENSTROOM, J. A. and DE JONGH, S. E. 1946. *A contribution to the knowledge of the influence of gonadotropine and sex hormones on the gonads of Rats*. Elsevier Pub. Co., New York, 1946.
- GARRONE, G. 1954. *Action de la gonadotropine chorionique sur la cortico-surrénale des hommes castrés*. In « La fonction lutéale, discussions et communications », Masson & C^{ie}, Paris, 1954.
- GREENE, R. R. and M. W. BURRILL. 1939. *Androgenic function of A.P.L. stimulated ovaries in immature Rats*. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 42: 761-762.
- and M. W. BURRILL. 1939. *Experimental Intersexuality: masculinization of female Rats by postpartum treatment with anterior pituitarylike hormone*. Ibidem 40: 514-516.
- GUYENOT, E. 1946. *Les deux actions gonadotropes de l'urine de femme enceinte*. Revue suisse de Zool. 53: 1-120.
- K. PONSE et J. WIETRZYKOWSKA. 1932. *Lutéinisation de l'ovaire et masculinisation chez le Cobaye*. C. R. Ac. Sc. 194: 1051-1053.
- K. PONSE, E. DOTTRENS, M. VALLETTE et I. TROLLIET. 1933. *Action des extraits alcalins d'hypophyse (lobe antérieur) sur le Cobaye*. Rev. suisse Zool. 40: 217-222.
- K. PONSE et I. TROLLIET. 1934. *Action masculinisante de l'urine de femme enceinte*. C. R. Ac. Soc. 198: 1830-1832.
- et I. NAVILLE-TROLLIET. 1936. *Masculinisation provoquée de femelles de Cobaye (extraits hypophysaires et urine de femme enceinte)*. Rev. suisse Zool. 43: 415-454.
- HODLER, D. 1937. *Surrénales et masculinisation*. Arch. Anat. Hist. Embryol. 24: 1-80.
- MARX, L. and J. T. BRADBURY. 1940. *Correlation of ovarian histology and intersexuality of the genital apparatus, with special reference to A.P.L. treated infantile Rats*. Anat. Rec. 78: 79-103.

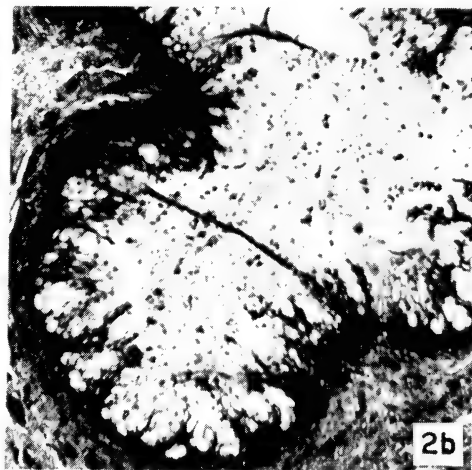
- MORATO MANARO, J. et A. ALBRIEUX. 1941. *Masculinisation de Cobayes femelles infantiles par le prolan*. Annales d'endocrinologie 2: 93-101.
- NALLY-PORTE, O. 1940. *Etude de l'action de l'urine de femme gravidique sur des Cobayes mâles castrés porteurs de greffes ovariennes*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 57: 36-42.
- NELSON, W. O. 1941. *Production of sex hormones in the adrenals*. Anat. Rec. 81 suppl., p. 97.
- PAESI, F. J. A. und J. H. GAARENSTROOM. 1943. *Het effect van de gecombineerde toediening van oestrogene stof en testosteron (of placentair gonadotrophine) op het ovarium van de hypophyseeloze rat*. Versl. Ned. Ak. Wetensch. Afd. Natuurk. 52: 592-598.
- PARKES, A. S. 1945. *The adrenal-gonad relationship*. Physiol. Rev. 25: 203-253.
- PAPANICOLAOU, G. N. and E. A. FALK. 1934. *Action of pregnancy urine extracts on the externa genitalia of the Guinea-pigs*. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 31: 750-753.
- PFEIFFER, C. A. and Ch. W. HOOKER. 1942a. *Source of ovarian androgens*. Anat. Rec. 83: 543-571.
- and Ch. W. HOOKER. 1942b. *Early and late effects of daily treatment with pregnant mare serum upon the ovary of mice of the A strain*. Ibidem 84: 311-324.
- PLATE, W. P. 1951. *The effect of massive doses of human chorionic gonadotrophine on the human ovary*. Gynaecologia 132: 329-339.
- PONSE, K. 1954. *Masculinisation paradoxale de Rats par des extraits gonadotropes gravidiques en fonction de l'hypophyse et de la surrénale*. Bull. Ac. suisse Sc. méd. 10: 1-10.
- 1954. *Gonadotropines chorioniques et fonction androgène de l'ovaire*. Colloque sur la fonction lutéale, Masson, éd., Paris, 1954; pp. 57-62.
- *La fonction androgène de l'ovaire chez l'animal*. III^e réunion des endocrinologistes de langue française, Masson, éd., Paris, pp. 89-138.
- O. LIBERT et R. DOVAZ. 1955. *Exploration du corps jaune et du placenta du Cobaye par la détermination d'une fraction des glycuco-conjugués urinaires*. Les Annales d'endocrin. 16: 122-130.
- RENNELS, E. G. 1951. *Influence of hormones on the histochemistry of ovarian interstitial tissue in the immature Rat*. Am. J. Anat. 88: 63-109.
- SEGALOFF, A., W. H. STERNBERG and C. J. GASKILL. 1951. *Effects of luteotropic doses of choriogonadotrophin in women*. J. Clin. Endocr. 11: 936-944.
- STEINACH, E. und H. KUN. 1951. *Luteingewebe und männliche Geschlechtscharaktere*. Pflüger's Arch. 227: 266-278.



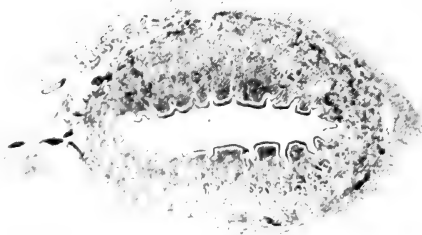
1a



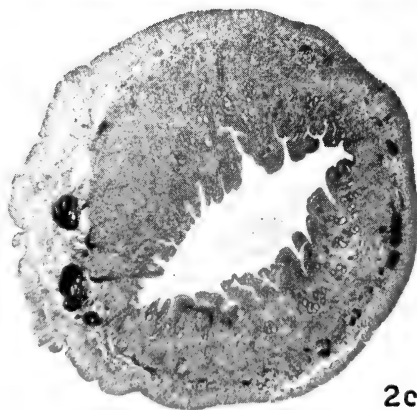
1b



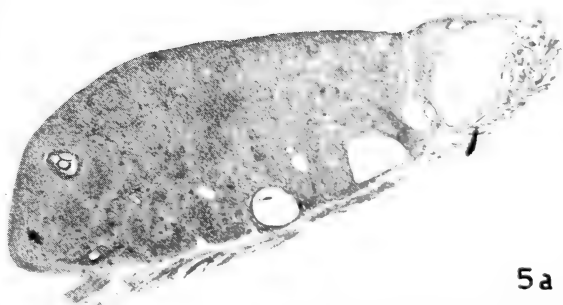
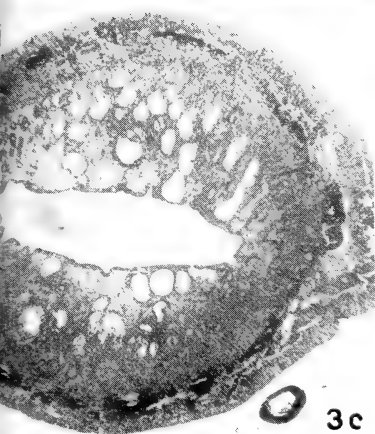
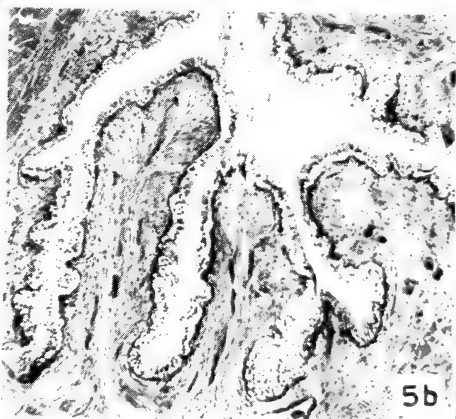
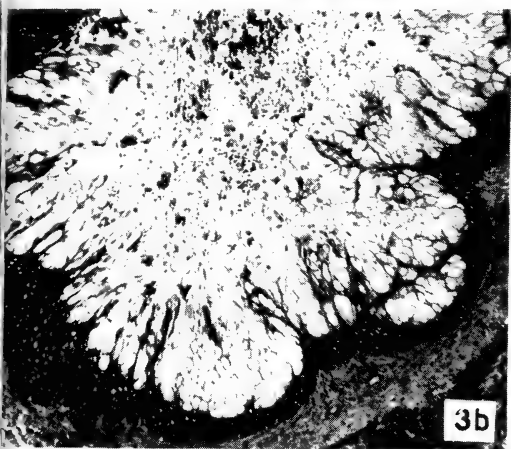
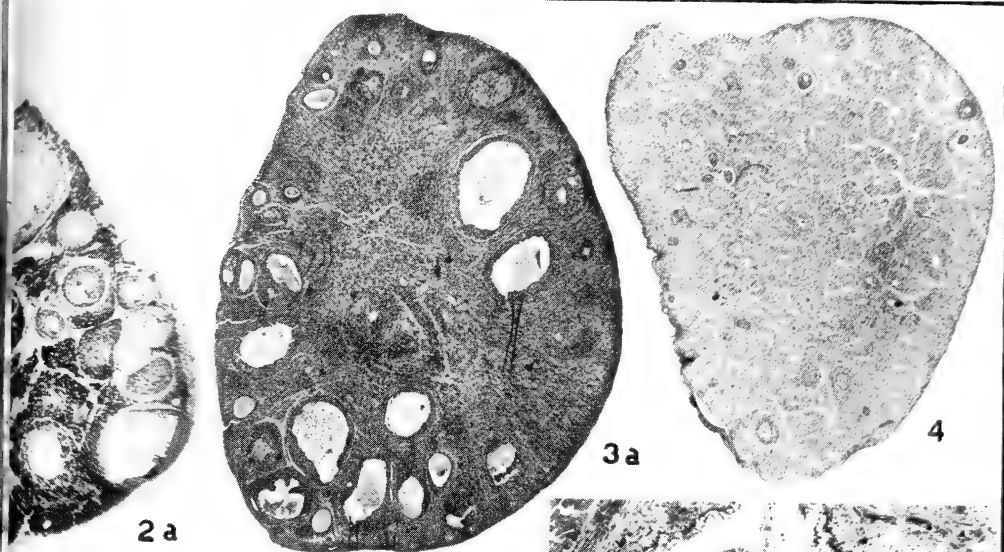
2b



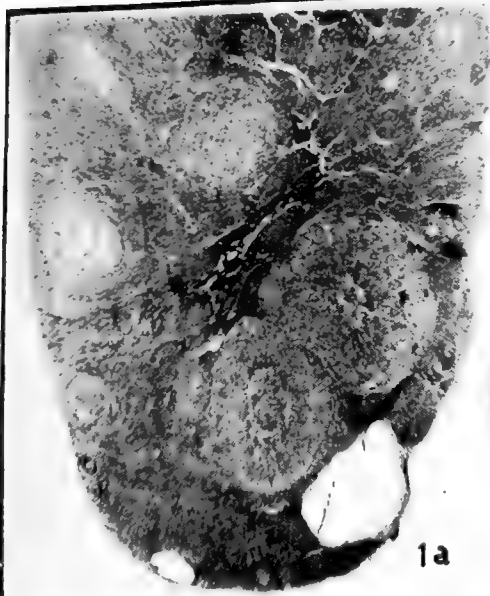
1c



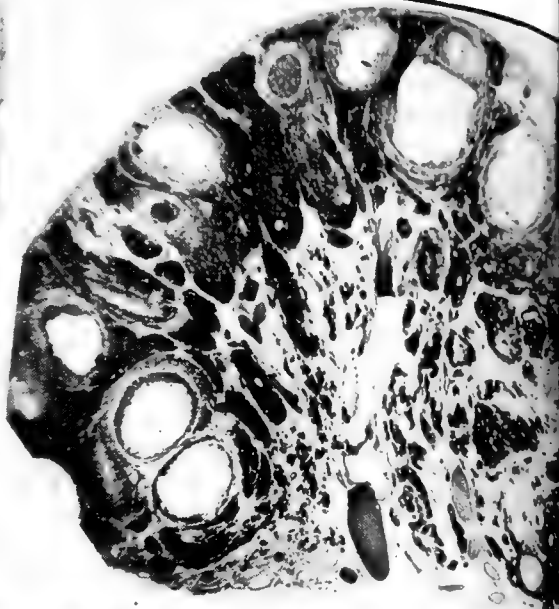
2c







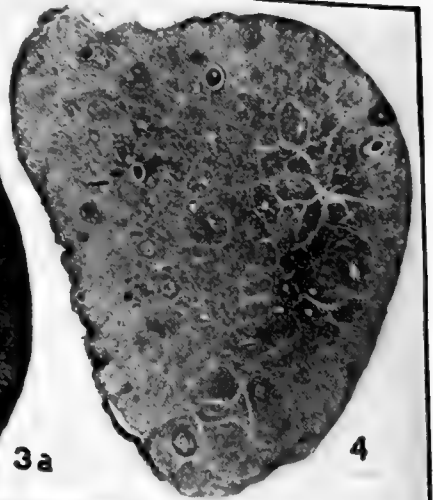
1a



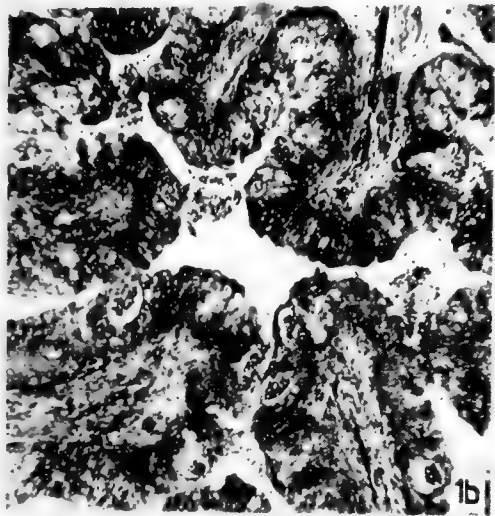
2a



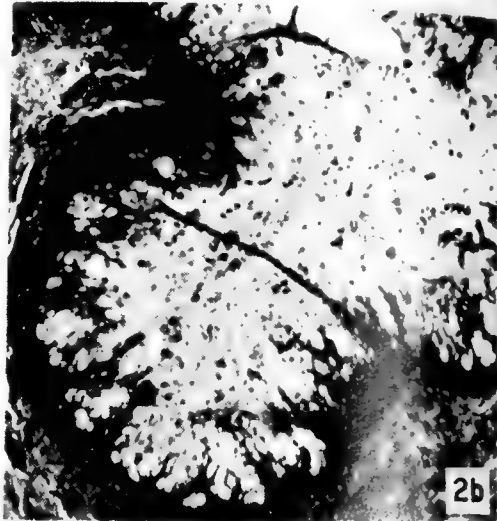
3a



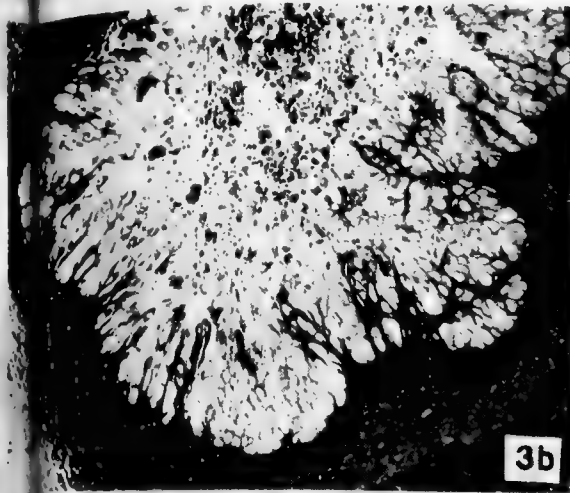
4



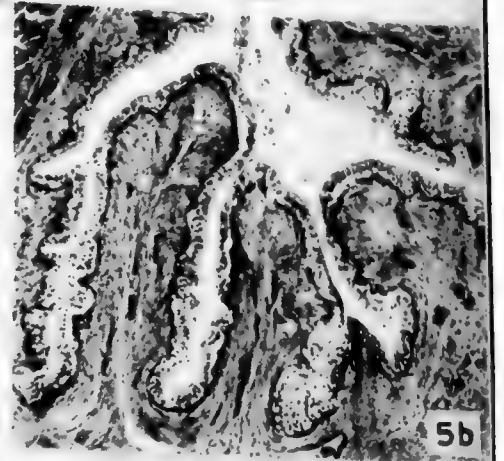
1b



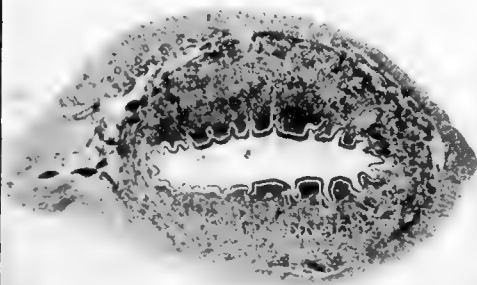
2b



3b



5b



1c



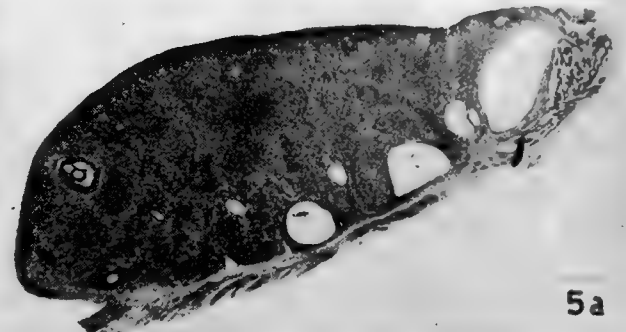
2c



3c



5c



5a

- STERNBERG, W. H., A. SEGALOFF and C. J. GASKILL. 1953. *Influence of chorionic gonadotrophine on human ovarian hilus cells (Leydig-like cells)*. J. Clin. Endocr. 13: 139-354.
- TAILLARD, W. et R. VEYRAT. 1947. *Surrénale et masculinisation par l'urine de femme enceinte*. Rev. suisse Zool. 54: 553-572.
- TAILLARD, W. 1950. *Action de l'urine de femme enceinte sur le Cobaye mâle*. Rev. suisse Zool. 57: 109-154.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

- FIG. 1a. Ovaire de la femelle n° 352 ($10 \times 150 = 1500$ UI Antuitrine S). Noter la présence de deux gros méroxanthosomes avec le disque prolifère lutéinisé inclus dans le centre; atrésies thécales « crinogènes » — deux kystes du rete ($\times 14$).
- FIG. 1b. Vagin atypique avec tendance à la mucification et trous remplis de leucocytes ($\times 56$).
- FIG. 1c. Corne utérine encore petite et peu frangée, au 10^e jour ($\times 14$).
- FIG. 2a. Ovaire de la femelle n° 226 ($20 \times 150 = 3000$ UI Antuitrine S). Coupe à la congélation colorée au rouge soudan, l'état lipidique des atrésies thécales ressort en noir, seconde phase de stimulation folliculaire très forte avec état pré-lutéinique des granulosa ($\times 14$).
- FIG. 2b. Son vagin très mucifié, avec légère stratification épidermique profonde ($\times 56$).
- FIG. 2c. Sa corne utérine, plus grosse, très frangée, avec léger début de dilatation des glandes et tendance à la fibrose profonde ($\times 14$).
- FIG. 3a. Ovaire de la femelle n° 329 ($20 \times 150 = 3000$ UI). Phase de stimulation folliculaire, tissu crinogène très vascularisé ($\times 14$).
- FIG. 3b. Son vagin très mucifié, un peu plus stratifié ($\times 56$).
- FIG. 3c. La corne utérine glandulo-kystique.
- FIG. 4. Ovaire de la femelle n° 224, hypophysectomisée traitée par $8 \times 150 = 1200$ UI d'Antuitrine S. Etat « hépatisé » des atrésies crinogènes ($\times 14$).
- FIG. 5a. Ovaire de la femelle 221, hypophysectomisée et traitée par $20 \times 150 = 3000$ UI d'Antuitrine S. Même aspect, mais l'état des cellules crinogènes est vacuolisé, en régression; noter les kystes du rete ovarii ($\times 14$).
- FIG. 5b. Son vagin en di-oestre ($\times 56$).
- FIG. 5c. Sa corne utérine atrophiée ($\times 14$).

N^o 14. **Adolphe Portmann.** — La Métamorphose «abritée» de *Fusus* (*Gast. Prosobranches*).

Avec 11 figures dans le texte.

(Laboratoire de Zoologie de l'Université, Bâle et Laboratoire Arago, Banyuls-sur-mer, Pyrénées orientales, France.)

Au professeur Emile Guyénot, en souvenir de l'année inoubliable 1921 passée à Genève et en reconnaissance pour les impulsions puissantes que je dois à son enseignement et à son exemple.

Parmi les Gastéropodes Prosobranches un nombre assez élevé se développe à l'intérieur des capsules chitineuses solides et quitte ces abris à un stade qui paraît être la forme définitive. Il était naturel de considérer comme direct ce mode d'ontogénèse et de

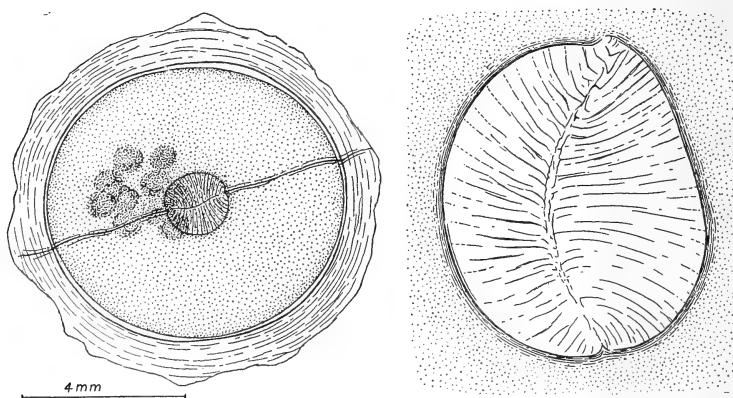


FIG. 1.

Ponte de *Fusus* — à droite le couvercle de la capsule.

l'opposer à la métamorphose typique. Cette interprétation a longtemps empêché une étude plus approfondie de ce qui se passe dans ces pontes.

Notre description du développement de *Fusus* rejoint celle que j'ai donnée en 1925 de *Buccinum* et de *Purpura* ainsi que

celles ajoutées par FRANC (1943) et THORSON (1946). Le cas de *Fusus* démontre d'une façon particulièrement frappante que ces ontogénèses dites « directes » sont en réalité des métamorphoses bien plus compliquées que celles des espèces à larves nageantes.

Le matériel de ces recherches, collectionné pendant mes séjours au Laboratoire Arago (Pyrénées Orientales, France) provient des chalutages effectués dans la vase côtière de cette région. A cette étude s'attache le souvenir de l'amitié et de l'encouragement que j'ai trouvés auprès des anciens directeurs, Octave DUBOSCQ et Edouard CHATTON. Je remercie très vivement M. le professeur G. PETIT de l'aide constante que j'ai reçue dans son Laboratoire. J'adresse également mes remerciements à M^{lle} S. BAUR qui a exécuté la plus grande partie des dessins et achevé les autres.

Les pontes (fig. 1 et 2) ont été récoltées sur les tuniques d'*Ascidia mentula* et de *Microcosmus*. BOBRETZKY (1877) en a donné une première description. Mais pas plus que BOBRETZKY et PELSENEER, je n'ai pas pu vérifier la ponte. L'attribution au genre *Fusus* reste donc provisoire. Des pontes semblables, mais de dimensions différentes, ont été décrites pour plusieurs genres de Prosobranches. La description du développement, due à BOBRETZKY, cesse au moment où débute la différenciation du tube digestif. C'est donc avant tout sur les phases ultérieures que s'est portée notre attention.

Le matériel a été observé très largement sur le vivant. L'étude histologique se base sur les méthodes courantes. Quelques observations préliminaires ont été publiées en 1932, mais l'étude approfondie n'a été entreprise qu'à la suite d'une révision générale de nos notions sur l'évolution des formes larvaires (GEIGY et PORTMANN 1941).

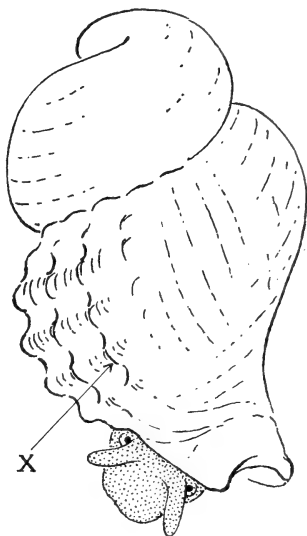


FIG. 2.

Jeune *Fusus* après trois semaines de vie libre. X marque le bord de la coquille au moment de l'éclosion.

1. TRAITS GÉNÉRAUX DE L'ONTOGÉNÈSE

Les pontes nummuliformes de 8 à 9 mm. de diamètre sont pourvues d'une zone centrale dont la structure particulière permet la sortie des larves. L'ouverture de ce couvercle est provoquée par la digestion de la couche inférieure de cette zone, suivie d'une rupture le long des lignes préformées. La structure de ces pontes de Prosobranches a été décrite par ANKEL (1937).

La vie intracapsulaire peut être divisée en trois périodes, marquées dans la formation du tube digestif.

La première étape conduit à un embryon de symétrie bilatérale. La segmentation suit le mode bien connu jusqu'à la cinquième division des macromères. Par la quantité considérable de vitellus, l'embryon ressemble à celui de *Fulgur*. Avec la formation de la première coquille et le pied apparaissent deux groupes de cellules rénales du type que j'ai décrit en détail en 1930 (fig. 3).

L'ectoblaste larvaire produit des cellules très grandes, plates et ciliées (fig. 5, 8 et 9). Leur cytoplasme est complètement rempli de petites vacuoles qui se colorent rapidement avec les colorants vitaux. Ces cellules jouent probablement un rôle important dans le métabolisme de la larve pendant la période prolongée que celle-ci passe dans la masse visqueuse de la capsule. Les plus grands de ces éléments se trouvent au sommet de la future vésicule céphalique, sur le pied et le long du bord de la coquille.

Dès que le stomodeum s'est ouvert dans la cavité mésentérique, la petite larve commence à ingérer la masse protéique opaque et dense qui remplit la capsule (fig. 4). Cette alimentation transitoire ouvre la seconde période qui achève une forme larvaire riche en structures caduques. Une grande vésicule céphalique se forme. Le vélum est très développé. L'ontogénèse du système nerveux central est fortement retardée. La torsion s'effectue et la petite cavité palléale apparaît dès son début du côté dorsal, en position définitive. Le plancher de cette cavité acquiert tôt la structure d'un cœur larvaire bien connu chez les végigères des Prosobranches.

Les réserves alimentaires s'accumulent dans un organe à cellules très réfringentes qui est le trait le plus saillant de ce stade. La larve la plus avancée que figure BOBRETZKY appartient au début de cette étape. En rapport avec la nutrition larvaire, le stomodeum

maintient longtemps sa structure transitoire et la formation de l'armature buccale si puissante de l'adulte est complètement ajournée. Le moment culminant de l'activité larvaire est représenté par la figure 4.

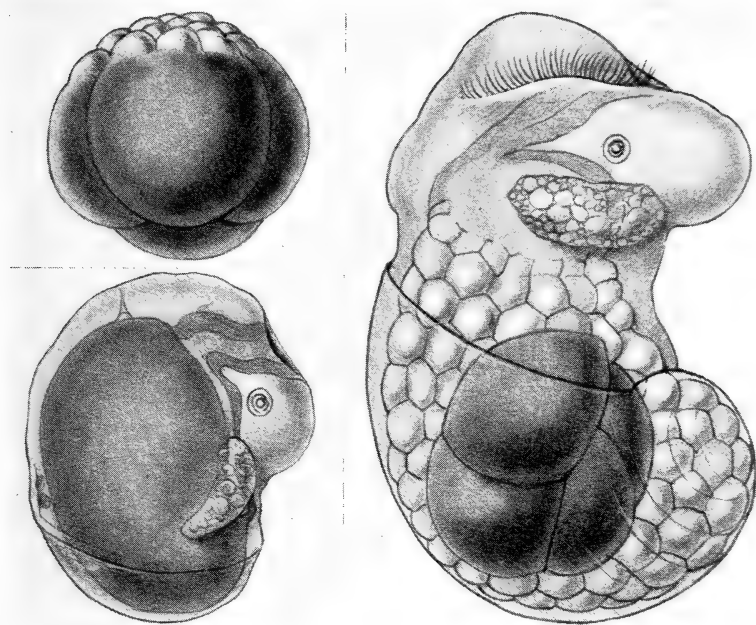


FIG. 3.

Trois stades du développement — à gauche: segmentation et embryon symétrique de la première période — à droite: larve au début de la deuxième période. La masse des quatre macromères reste constante.

La troisième période est celle de la métamorphose lente. Elle débute dans la capsule et se poursuit assez loin dans la vie libre. La coquille larvaire se continue par le premier tour de la spirale définitive et son bord forme, avant l'éclosion déjà, l'échancrure du siphon palléal et la structure typique de l'adulte. Dans la cavité palléale aggrandie, le ctenidium et la glande hypobranchiale apparaissent. Cependant, les cellules des reins larvaires restent en pleine fonction. Aussi longtemps que j'ai pu en suivre le développement, les quatre macromères restent intacts et bien visibles à

travers la coquille transparente. L'ontogénèse du système nerveux s'accélère dès que l'accumulation des substances de réserve est terminée. En même temps l'œsophage, libéré de sa première tâche larvaire, reprend sa différenciation arrêtée et forme enfin, au

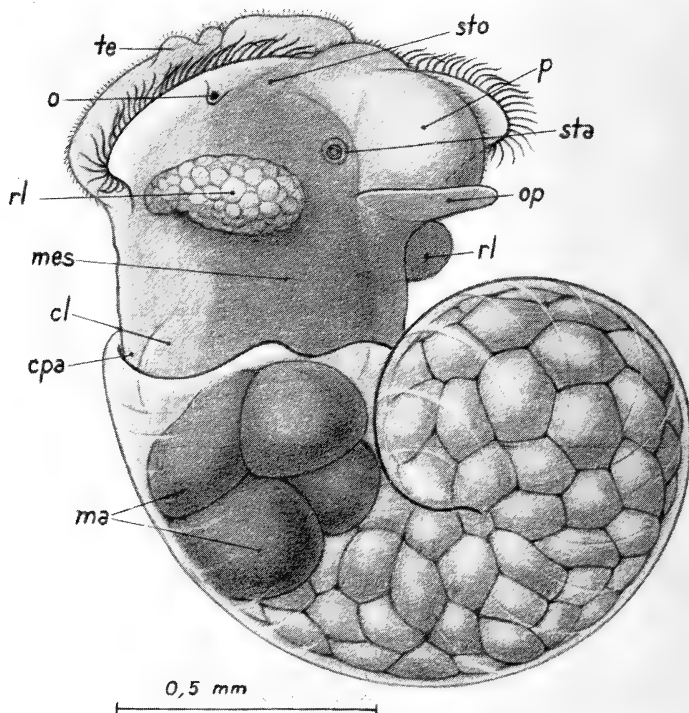


FIG. 4.

Larve à la fin de la seconde période.

niveau et en avant du collier œsophagien, l'appareil buccal et la radula. Le contenu de la capsule est maintenant un liquide claire et les larves, qui auparavant se trouvaient réunies en un petit groupe de 8 à 20 au centre de la capsule, remplissent celle-ci complètement.

Il m'est impossible de préciser la durée de la période de reproduction. Toutefois, mes pêches permettent une approximation: j'ai trouvé les premiers stades de segmentation dans la seconde

moitié d'août, à côté de larves déjà avancées. L'éclosion de ces dernières a commencé vers le milieu de septembre. Des stades intracapsulaires ont été vus jusqu'à mi-octobre, date ultime de mes observations.

2. ONTOGÉNÈSE DU TUBE DIGESTIF

a) LE STOMODEUM.

L'invagination de cellules ciliées ectoblastiques forme rapidement un tube qui prend contact avec le mésentéron. Ces cellules présentent très tôt, du côté de la cavité générale, des vacuoles qui s'agrandissent par la suite. Nous avons déjà remarqué l'arrêt de différenciation de l'armature buccale. L'ébauche de ces structures adultes est limitée à un très petit groupe de cellules situées du côté ventral, à l'entrée du stomodeum. Ces cellules ne participent pas à la formation des vacuoles.

Dès que la continuité des lumières est établie avec le mésentéron, le stomodeum prend une part active à l'ingestion des réserves protéiques de la capsule. BOBRETZKY attribue ce processus à la seule activité des cils. Pourtant la viscosité de la masse intracapsulaire est telle que les cils ne peuvent la transporter par leurs battements. Ce sont des mouvements d'ingurgitation qui assurent l'alimentation larvaire et la constitution de la réserve de l'albumen. Une partie dorsale du stomodeum (fig. 8, 9 A) produit un tissu transitoire qui aplatit le côté dorsal de l'entrée et permet une fermeture rythmique ainsi que la formation de bouchées qui sont transportées ensuite vers le mésentéron. Après la période d'ingestion, l'appareil de fermeture disparaît et ses cellules reprennent l'aspect typique des autres éléments vacuolisés. C'est alors que commence la croissance de la poche radulaire et de la trompe de l'adulte. Vers la fin de la vie larvaire, le stomodeum s'allonge et les vacuoles remplissent complètement ces cellules, leur conférant une turgescence très prononcée.

b) LES MACROMÈRES.

Après la formation du cinquième quartette, les macromères cessent de se diviser. Cet arrêt a été signalé par BOBRETZKY,

mais l'auteur russe a cru voir la disparition des noyaux tandis que dans notre matériel ceux-ci se maintiennent et présentent des nucléoles très marqués jusque dans la seconde période (fig. 6). Le macromère D est de la taille des trois autres. Il se distingue cependant par une nuance très nette quand on colore sur le vivant par le bleu de crésyl brillant: D reste presque incolore tandis que les trois autres macromères montrent une teinte bleuâtre (fig. 5).

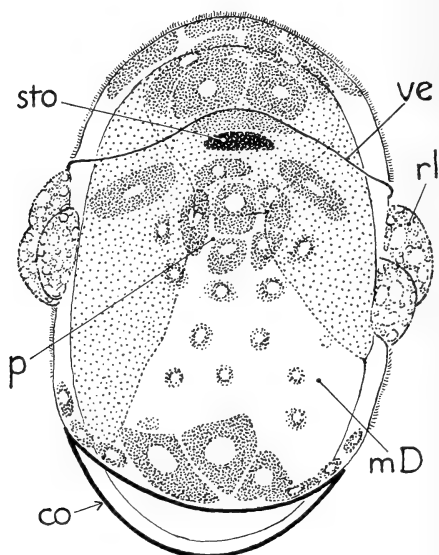


FIG. 5.

Embryon du stade symétrique (vu du côté ventral) après coloration au bleu de crésyl brillant. Les grandes cellules de l'ectoblaste larvaire sont remplies de vacuoles bleues.

Le nucléole du noyau D est orange dans les préparations fixées au liquide de Helly, ceux des cellules sœurs, par contre, prennent l'hémalum. Pendant la métamorphose, les nucléoles se dissolvent et une grande vacuole très claire prend leur place. Les noyaux prennent des formes irrégulières par la suite, mais sont demeurés jusqu'à la fin de mes observations. Les fixations à l'acide osmique prouvent la disparition de bonne heure des réserves grasses dans les macromères, tandis que la résorption des plaquettes vitellines ne débute que bien plus tard, vers la fin de la grande période larvaire (comparer les fig. 6 et 10).

c) LE MÉSENTERON DE L'INTESTIN.

Les dernières divisions des macromères établissent une première couche d'entoblastes qui forme une voûte en direction céphalique sur la base des macromères. La lumière étroite du mésenteron se

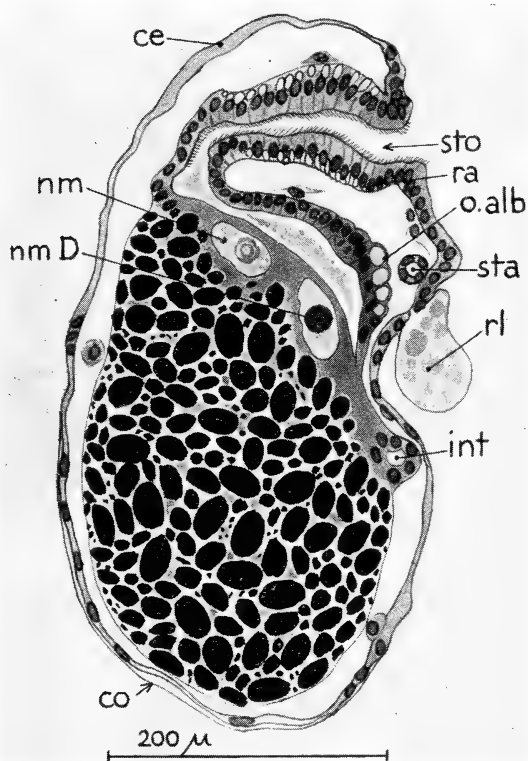


FIG. 6.

Coupe parasagittale d'un embryon au stade symétrique.

continue en une fente très mince qui s'ouvre dans l'ébauche intestinale, dérivée elle aussi des entoblastes. L'intestin est un petit cul-de-sac dirigé vers le bord de la coquille (fig. 6). Sa formation ultérieure ne présente rien de particulier: il s'allonge et se déplace en suivant les mouvements de la torsion du complexe palléo-viscéral.

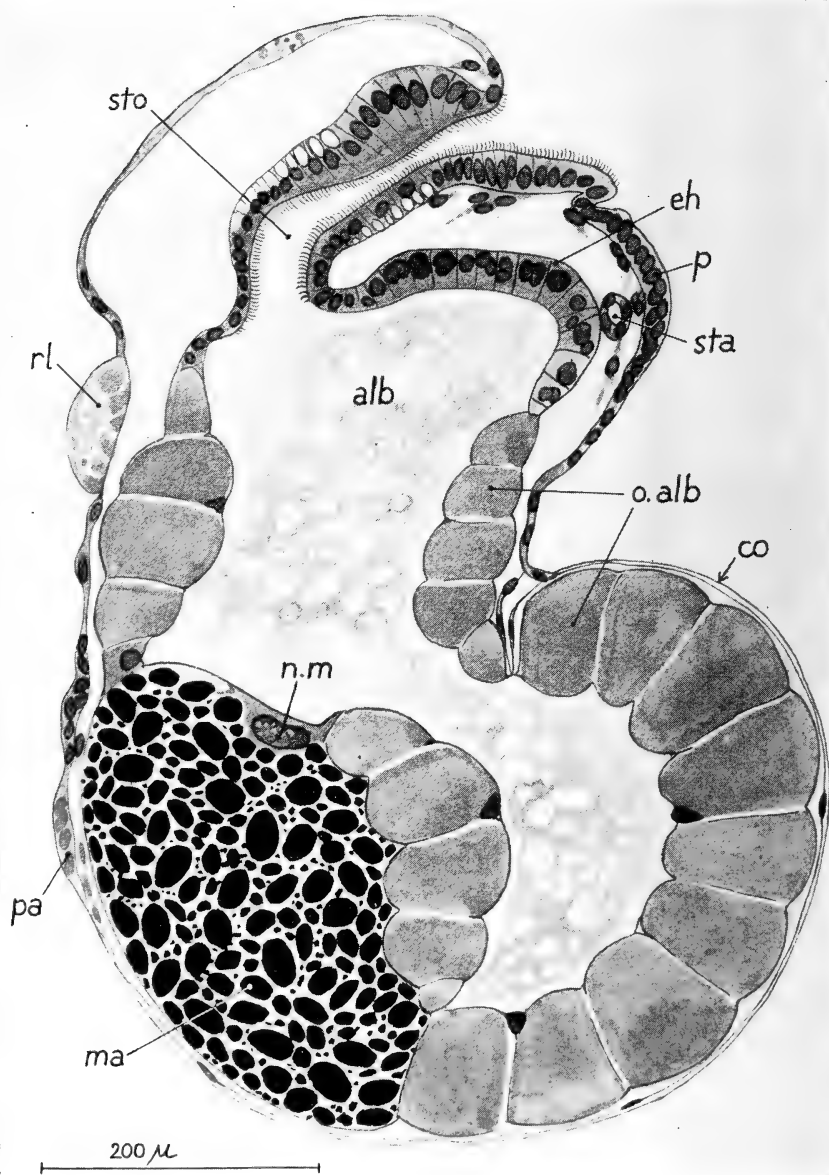


FIG. 7.

Coupe sagittale d'une larve au début de la seconde période correspondant à la larve la plus âgée de la fig. 3.

C'est dans la voûte mésentérique que s'effectuent les transformations les plus impressionnantes. Elle fournit successivement le sac de l'albumen, la glande hépatique et l'estomac.

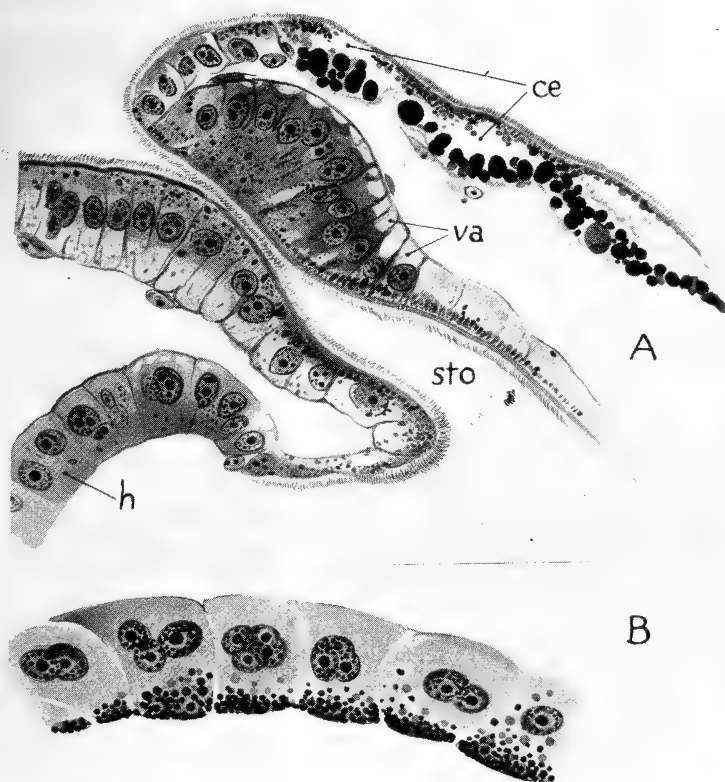
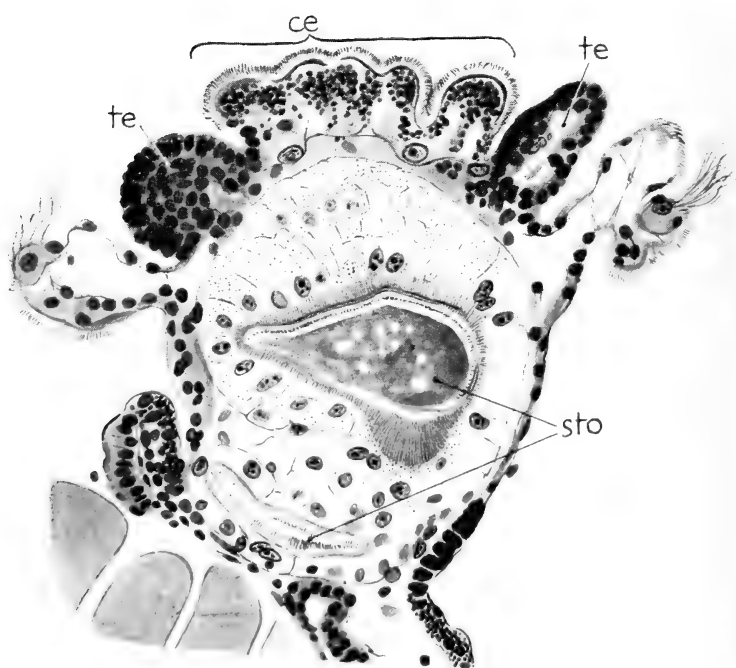
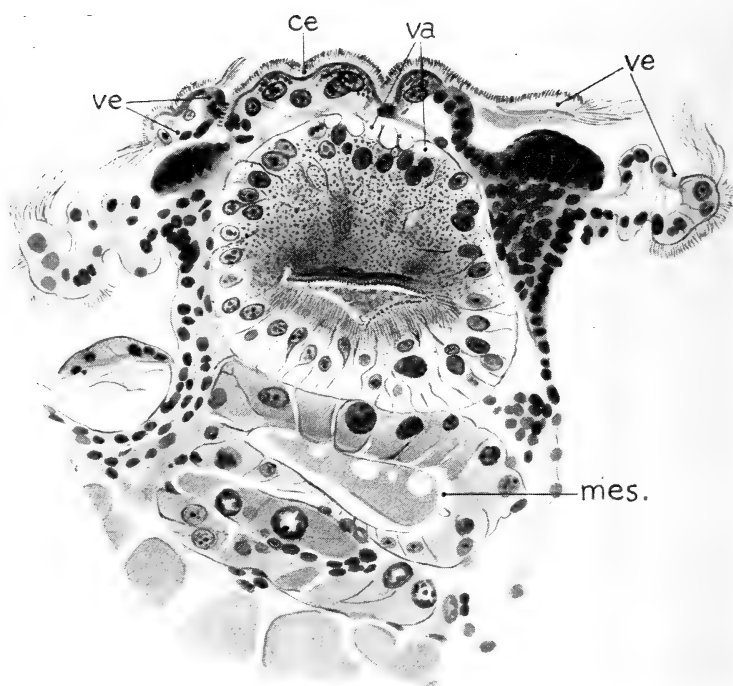


FIG. 8.

A — Coupe sagittale du stomodeum avec le bourrelet de fermeture.

B — Cellules de la glande hépatique d'un stade un peu plus avancé que celui de la figure 8 A.

Une zone presque annulaire, adjacente aux macromères, commence à produire, du côté de la cavité du corps, une vacuole grandissant dans chaque cellule, transformant et accumulant ainsi la masse protéique qui distend fortement la lumière du mésenteron



(fig. 6). Nos figures rendent mieux qu'une description l'extension rapide de ces cellules et par la suite celle de l'organe que nous appelons le sac de l'albumen. Le nombre de cellules participant à cette structure larvaire semble rester constant. Je n'ai jamais pu trouver trace de divisions à partir du moment où ce sac est clairement visible. Chaque cellule ne forme qu'une seule vacuole géante et le cytoplasme est réduit à une paroi très mince. Jusqu'à la fin de notre période d'étude, l'individualité des cellules de ce sac est intacte (fig. 11). Ce fait distingue l'organe larvaire de *Fusus* de ceux, analogues sous beaucoup de rapport, des embryons des Pulmonés (BLOCH 1938). Le sac de l'albumen reste une structure épithéliale et conserve une lumière qui s'ouvre dans la future cavité stomacale. Il remplit pendant la première période de la vie libre le sommet de la coquille.

La glande hépatique naît aux dépens d'un groupe de cellules épithéliales qui forment la saillie mésentérique dirigée vers le pied. Très tôt ces cellules sont plurinucléées (fig. 7, 8B) et produisent une sécrétion dans la lumière mésentérique. Des granules, qui sont à la base de cette activité, sont visibles dans les préparations fixées à l'acide osmique. Leur transformation en vésicule sécrétrice et le déversement de ce liquide peuvent s'observer sur le vivant. Le contact avec le sac de l'albumen se fait par un pli de l'ébauche hépatique, dont les cellules gardent la structure jusqu'au niveau du premier élément du sac. Cette disposition montrée par les figures 10 et 11 reste stable et ce n'est qu'après l'éclosion qu'une activité plus intense achève la différenciation de la glande.

L'estomac est différencié par la partie mésentérique voisinant le stomodeum et qui s'étend jusqu'à l'intestin. Le côté opposé au diverticule hépatique reste en contact avec les macromères. Une zone ciliée nettement délimitée se forme (fig. 14). L'extension de l'estomac sépare par la suite les macromères de la lumière mésentérique qu'ils ont contribué à limiter auparavant.

FIG. 9.

Coupes transversales de la région du stomodeum. Le stade est un peu plus avancé que celui de la figure 8 A.

A — Niveau de l'appareil de fermeture.

B — En arrière de A; la vésicule céphalique avec ses cellules à vacuoles est contractée.

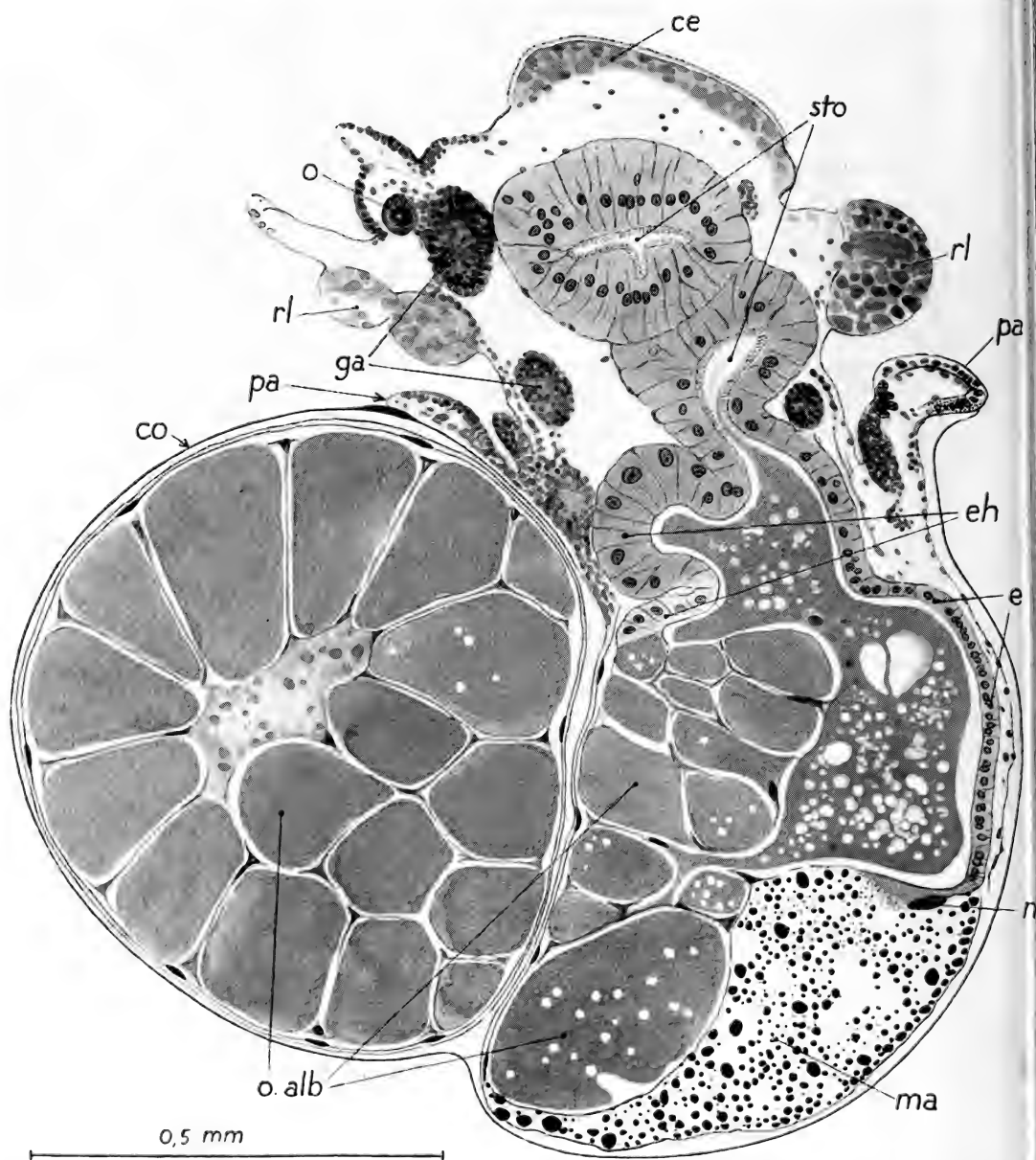


FIG. 10.

Larve à la fin de la deuxième période, avant la métamorphose.
La coupe est à peu près sagittale pour la région mésentérique.

3. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Si fragmentaire que soit cette contribution à la connaissance de l'ontogénèse des Prosobranches, les phénomènes observés dans les pontes de *Fusus* touchent plusieurs problèmes d'un intérêt plus général.

Un de ces faits est la correspondance entre la sécrétion d'une substance de réserve par la mère et la formation d'un organe transitoire d'absorption et d'élaboration par la larve. Une telle corrélation rappelle celle qui existe entre la présence d'œufs nourriciers abortifs et les structures coadaptées de l'intestin de la larve. Ce mode d'alimentation larvaire, parfois décrit sous le nom d'adelphophagie, est connu chez plusieurs genres de Prosobranches.

Le développement larvaire se trouve fortement transformé dans les deux cas: aussi bien par les œufs nourriciers que par la masse protéique de *Fusus*. La différenciation du stomodeum est retardée d'une façon frappante, en particulier la formation de l'armature buccale et de la radula. Pour se rendre compte du degré de cette hétérochronie, il faut comparer le développement des Pulmonés où, malgré un mode assez semblable de nutrition, la radula s'ébauche avant même que la poche stomodéale ait atteint le mésentéron.

Un retard analogue mais moins prononcé caractérise la genèse de la glande hépatique et de l'estomac. Les données que FRANC (1943) communique sur l'ontogénèse de *Conus* permettent de juger de l'arrêt de différenciation dans le cas que nous étudions: chez *Conus*, en l'absence d'un mode d'alimentation spécial, la glande hépatique se forme très directement et rapidement.

Cependant, l'hétérochronie n'est pas le seul changement évolutif survenu dans le développement de *Fusus*. Nous assistons aussi à l'apparition de territoires à signification purement larvaire en pleine organisation définitive: celui d'un système de fermeture rythmique dans le stomodeum, celui bien plus étonnant du sac de l'albumen qui est le trait le plus saillant de la période larvaire. Chez *Buccinum* c'est l'intestin qui forme une large vésicule purement larvaire, lieu de la digestion des plaquettes vitellines libérées par la fragmentation des œufs nourriciers. La liste de ces structures transitoires s'allongera certainement par la suite. Ajoutons à ces

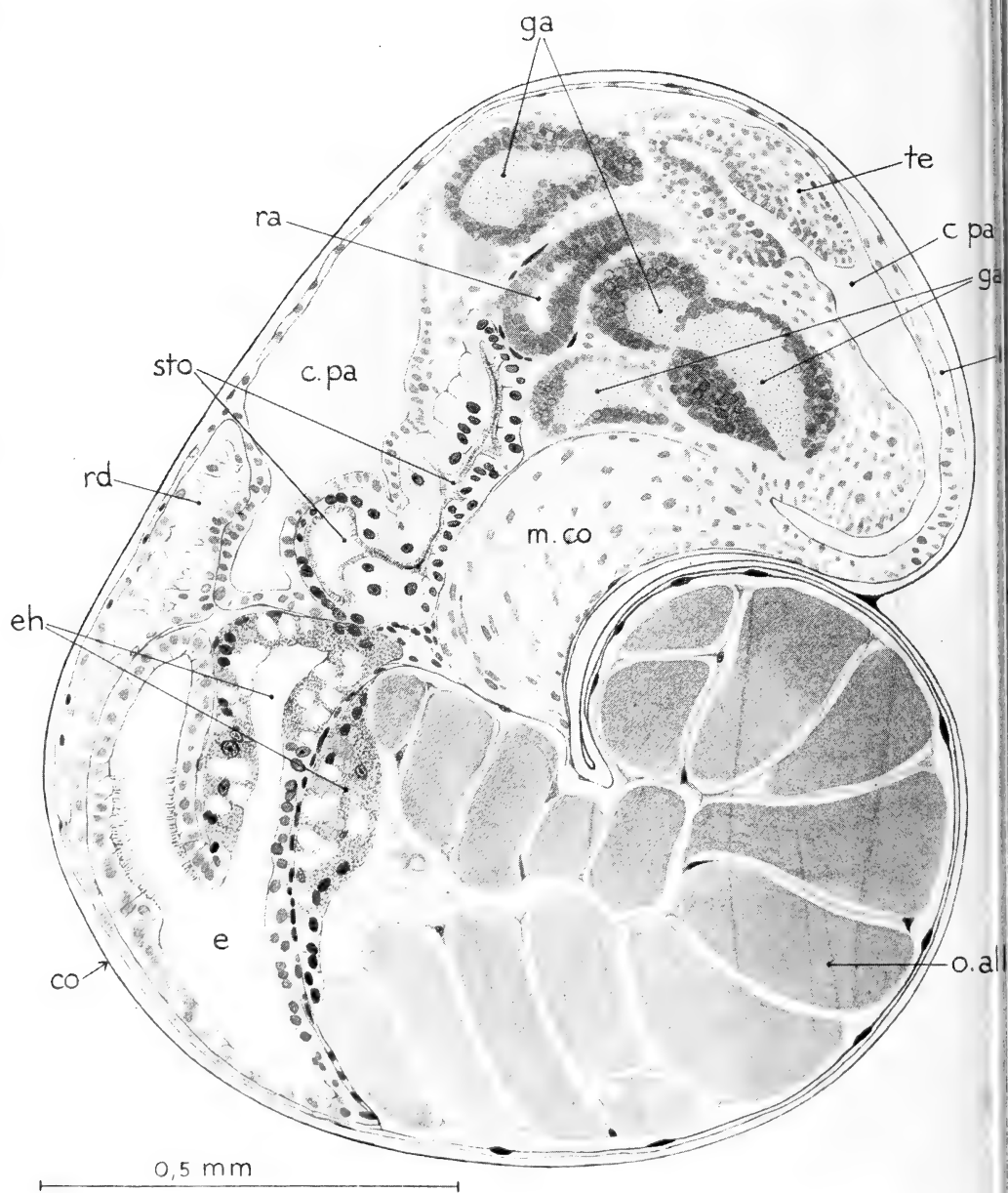


FIG. 11.

Larve pendant la métamorphose. L'animal est retractoré dans sa coquille; la section est relativement sagittale pour la tête et le stomodeum.

organes d'alimentation larvaire le cœur et les cellules rénales transitoires qui tiennent pendant longtemps le rôle des organes définitifs, arrêtés eux aussi pendant la période intracapsulaire. Rappelons les cellules caduques de l'ectoblaste larvaire que nous ne connaissons pas encore dans leurs fonctions, ainsi que le vélum qui est loin d'être la structure réduite qu'on a supposée, sous l'empire de l'idée que l'ontogénèse à l'abri d'une capsule devait forcément être un développement condensé sinon direct. FRANC a montré les dimensions considérables du vélum chez *Pisania*, nos observations chez *Buccinum* sont correspondantes.

La vie intracapsulaire, loin de réduire les traits de la métamorphose, amène au contraire une forme larvaire très prononcée, bien plus riche en structures transitoires que celle de la vie néritique ou pélagique.

La longue période intracapsulaire est une « m é t a m o r p h o s e a b r i t é e » trop peu connue jusqu'à présent. On a bien remarqué la variété de la forme des pontes mais on a négligé la vie qu'elles cachent. Nous savons maintenant qu'un être en pleine transformation intérieure sort de la capsule de *Fusus*.

L'évolution des Prosobranches, outre la diversité de modes de la vie adulte et des structures correspondantes, a produit une variation non moins riche dans les voies du développement. Et cette richesse de productions ontogénétiques est particulièrement grande dans des groupes où une certaine monotonie dans le mode de reproduction laisse croire à l'uniformité: des pontes assez ressemblantes peuvent abriter des modes de développement d'une divergence inattendue. Les différences qui séparent la nutrition larvaire d'un *Fusus* de celle de *Buccinum* et ces deux dernières de celle de la larve de *Murex* me paraissent plus profondes que celles qui distinguent les formes adultes.

BIBLIOGRAPHIE

- ANKEL, W. E. 1937. *Der feinere Bau des Kokons der Purpurschnecke Nucella lapillus (L.) und seine Bedeutung für das Laichleben.* Verh. Dt. Zool. Ges. 77-86.
- BLOCH, S. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süßwasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse.* Revue suisse de Zool. T. 45.
- BOBRETZKY, N. W. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.* Arch. f. Mikr. Anat. XII.

- FRANC, A. 1943. *Etudes sur le développement de quelques Prosobranches méditerranéens*. Thèses Faculté des Sciences, Alger.
- GEIGY, R. und A. PORTMANN. 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge*. « Die Naturwissenschaften », 29. Jahrg., H. 49. Berlin.
- PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nöhreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura*. Zeit. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere. V. 3.
- 1930. *Die Larvennieren von Buccinum undatum (L.)*. Zeit. f. Zell. u. Mikr. Anat. V. 10.
- 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus*. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges., Thun. 387-389.
- THORSON, G. 1935. *Studies on the Egg-Capsules and Development of Arctic Marine Prosobranchs*. Medd. om Grønland, Komm. for videnskabelige undersøgelser i Grønland, V. 100, Nr. 5. København.
- 1940. *Notes on the Egg-Capsules of some North-Atlantic Prosobranchs of the Genus Trochelia, Chrysodomus, Volutopsis, Siphon and Trophon*. Vidensk. Medd. fra Dansk Naturh. Foren., V. 104.
- 1940. *Studies on the Egg Masses and Larval Development of Gastropoda from the Iranian Gulf*. Reprint from Danish Scientific Investigations in Iran, Part II. Copenhagen.
- 1946. *Reproduction and Larval Development of Danish Marine Bottom Invertebrates, with special reference to the Planktonic Larvae in the Sound (Oresund)*. Medd. fra Kommiss. for Danmarks Fiskeriog Havundersøgelser. Serie: Plankton, V. IV. København.

EXPLICATION DES LETTRES DANS LES FIGURES

alb	albumen	nm	noyau de macromère
ce	vésicule céphalique	o	œil
cl	cœur larvaire	o. alb	sac de l'albumen
co	coquille	op	opercule
cpa	cavité palléale	p	ped
e	estomac	pa	bord palléal
eh	ébauche hépatique	ra	radula
ga	ganglions du système nerveux	rd	rein définitif
	central	rl	rein larvaire
int	intestin	sta	statocyste
m	manteau	sto	stomodeum
ma	macromères	te	tentacule
mes	mésentéron	va	vacuoles du stomodeum
mco	muscle columellaire	ve	vélum
mD	macromère D	x	bord de la coquille à l'éclosion

N^o 15. **Oscar E. Schotté and John L. Chamberlain.** —
Effects of ACTH upon Limb Regeneration in Normal
and in Hypophysectomized *Triturus viridescens*.¹
(With 11 figures in the text.)

(Department of Biology Amherst College. Amherst, Massachusetts).

*A mon maître, Monsieur le Professeur Emile
Guyénot, qui a guidé mes premiers pas en mor-
phologie expérimentale et dont l'influence n'a
jamais cessé de dominer ma vie scientifique, ce
modeste travail est dédié en témoignage de gratitude
et d'affection respectueuse.*

INTRODUCTION

Experimental and histological investigations, at least as far as amphibia are concerned, have shown that normal regeneration is the result of correlative interactions between two spatially and morphologically independent factors. There are first the local factors to be found within the general area affected by amputation and it is their nature which determines whether regeneration may or may not occur. Second, within the body of the regenerating animal reside the physiological or general systemic factors through the combined activities of which the regenerative potencies of the locally affected organ may express themselves or may fail to do so. These two agents of regeneration, the first providing the building materials of the blastema the other its histogenetic and morphogenetic organization and also the physiological integration of the regenerate within the organism, may be compared with the internal and the external factors in embryonic development.

The local factors, closely related to the cellular properties prevailing within the amputational area of a limb, can be shown to be independent of the otherwise demonstrable capacity for regeneration of the organism from which the amputated limb originates or to which it is being transplanted (GUYÉNOT, 1927; NAVILLE, 1927). They also are responsible for the fact that a particular organ of a

¹ Supported by grant C-2236 from the National Institutes of Health.

given animal may regenerate while this property is denied to the corresponding organ of another animal or to another organ of the same animal. It is not yet fully established whether normal regeneration and normative non-regeneration within the various groups of animals is the result of congenital local properties or whether these supposedly predetermined properties are amenable to change by experimentation. It is one of the purposes of the present series of investigations to clarify this latter point and to determine whether a change within organismal properties may influence or modify the regenerative properties of a limb.

The external factors which, in the developing embryo, influence and modify the prospective potencies of various areas are, in regeneration, those factors which may influence, modify, accelerate or even suppress the normal course of regeneration. Among the external agents of regeneration one distinguishes the physical and chemical factors which provide propitious, indifferent, or detrimental media in which regeneration occurs. These are just as important for regeneration as they are for embryonic development, but at this time it is not intended to discuss their role in regeneration.

It is also not planned to consider specifically those external factors of development which determine the morphogenesis of the blastema. It is well known that the blastema is induced to become a fore limb if it derives from a fore limb, a tail if it derives from a tail; there is furthermore evidence to suggest that the morphogenetic induction of blastemata by their supporting stumps is just as clearly an example of dependent differentiation as is the differentiation of a lens in relation to the eye cup. Without entering into much detail, it will suffice to state that for several reasons the notion of morphogenetic fields (WEISS, 1939) has replaced, in regeneration, the organiser concept used for the embryo. Recent discoveries made by GUYÉNOT, DINICHERT-FAVARGER, GALLAND, 1948 and by KIORTSIS, 1953 have conferred upon the notion of "territoires de régénération" (GUYÉNOT, 1927) a physical reality which was not implied in the more general views on morphogenetic fields expressed by other authors.

It is certainly premature to consider in this paper the all important but incompletely known agents which are instrumental in the elaboration of materials for cellular syntheses, histogenesis and

general induction, the fundamental problem of regeneration. Thus among the external factors there remain only two agents of integration, namely, the nervous and endocrine systems, the latter being the main object of the present research activities at this laboratory.

There is cumulative evidence to show that local conditions prevailing at the amputation surface are influenced by experimentally induced changes within the hormonal balance of the regenerating animal. The time is not ripe for a general discussion of the action of hormones upon regeneration, but some considerations dealing with already published data on the influence of the pituitary upon regeneration in newts are in order. Indeed, recent researches have revealed that the pituitary plays an important role in regeneration, a fact which was abundantly proved by removal of this gland (SCHOTTÉ, 1926; RICHARDSON, 1940, 1945; HALL & SCHOTTÉ, 1951) and by replacement therapy (ADAMS, 1941; RICHARDSON *opera cit.*).

In a histological study devoted to the investigation of the events following amputation in hypophysectomized newts (HALL & SCHOTTÉ, *op. cit.*) we were able to show that in proved absence of the pituitary precocious and permanent cicatrization of the amputation surface takes place, provided amputations and hypophysectomies are performed concomitantly. While in all these experiments removal of the pituitary was invariably shown to interfere with the open wound condition—a prerequisite of normal blastema formation—the method used was inadequate to shed any light upon the problem as to why deficient hormonal supply should influence the amputation area in such a way as to lead to early cicatrization of the wound.

A first insight into the possible mechanism of pituitary action upon regeneration was gained when hypophysectomies were performed after, not before, the onset of the successive phases of the regenerative process. By delaying the hypophysectomies in respect to amputations from there to thirty-seven days, it became possible to show (SCHOTTÉ & HALL, 1952) that, contrary to legitimate expectations, the pituitary is not instrumental in growth, not in histogenetic and in morphogenetic differentiation, nor even in blastema formation. Since this gland's presence is indispensable solely for the initiation of the wound-healing phase, the restrictive

effectiveness of the pituitary in regeneration became the inevitable conclusion from all these experiments.

The limitation of pituitary action to the wound-healing phase alone deserves special consideration and has led us to examine these findings in the light of new developments from mammalian endocrinology. SELYE's "stress reaction" theory (1947, 1950) and other papers of this author as well as recent developments concerned with the pituitary-adrenal synergism instrumental in wound-healing processes in mammals have suggested a correlation between these new discoveries and between our findings. (See recent reviews on the subject of the influence of ACTH and of cortical hormones upon wound healing in mammals by RAGAN, 1952 and CAMERON, 1953, and also the papers of CREDITOR, BEVANS, MUNDY & RAGAN, 1950; RAGAN, HOWES, PLATZ, MAYER & BLUNT, 1949; and SPRAGUE, POWER & MASON, 1950). Assuming that SELYE's theory is applicable to amphibia, we hypothesized that in normal regeneration the amputational stress determines a series of hormonal releases which brings about retardation of cicatrization, thereby initiating the conditions which are thought to be essential for blastema formation. It was the newly discovered role of the pituitary as an agent of the wound-healing phase in regeneration which permitted us to state in 1952 "that it is the ACTH fraction of the pituitary and its co-partner from the adrenals, cortisone, which might be of prime importance as an essential, perhaps even efficient agent regulating the earliest phases of regeneration in urodele amphibia" (SCHOTTÉ & HALL, *op. cit.*, p. 553). While it is by no means proved that other hormones of the pituitary might not be equally (or perhaps to a somewhat lesser degree) as effective in substituting for the totality of the extirpated gland, it was decided to accept the above proposed idea of a pituitary-adrenal synergism in regeneration as a heuristic basis for further research.

Experiments performed during the last two years in collaboration with an enthusiastic group of students and which consisted in substituting the missing pituitary with either ACTH or with various cortical extracts have yielded results which confirm the above hypothesis on the pituitary-adrenal synergism in regeneration (SCHOTTÉ, 1953). In this paper only the experiments dealing with the influence of ACTH upon regeneration of limbs in hypophysectomized newts are reported.

MATERIALS AND METHODS

All the experiments were performed on adult newts (*Triturus viridescens*). In a first series of experiments the effects of ACTH administration upon the regeneration of limbs in normal newts with intact pituitaries were studied (65 control cases). In a second series of 57 cases the limbs of hypophysectomized animals were amputated simultaneously with the first administration of ACTH (generally a few days after the hypophysectomy to allow the animal to recuperate from the trauma inflicted). Finally, in a last series of 28 cases of hypophysectomized newts the administration of the ACTH injections was delayed by a certain number of days after the amputation. All the animals were kept for the duration of the experiment under constant temperature conditions (at 20° C. \pm 1°).

ACTHAR was supplied by the Armour Laboratories¹ as a dry powder which may be kept indefinitely in this form at room temperature, but once dissolved it must be kept refrigerated and the solution maintains its potency for only five to seven days. Two hormonal preparations, a sterile and an unsterile, were used. The sterile ACTHAR came in vials containing 40 milligrams, standard LA-1-A; this powder was dissolved in 4 cc. sterile physiological solution, and each newt received daily 0.05 cc. of the solution, an equivalent of 0.5 I.U. of ACTH. The unsterile solution of ACTH, supplied in strengths of 1.75 I.U. was diluted proportionately so that each animal received the equivalent of 0.5 I.U. daily injections. Neither in their general response toward the two substances used nor in the effects which they produced upon regeneration were there any differences observed. After fifteen days the injections were generally discontinued because previous experiments had proved (SCHOTTÉ & HALL, 1952) that once a blastema is established the pituitary (and it was assumed also a substitute of it) could exert no further action one way or another. The ACTHAR was administered to the newts with 27 gauge needles subcutaneously or intramuscularly using a 0.5 cc. Yale Tuberculin syringe, graded to the 100th of a cc.

¹ We wish to express our sincere thanks to the scientific directors of the Armour Laboratories for kindly providing us with quantities of ACTH.

The *physiological effects* of daily ACTH injections became at once noticeable in hypophysectomized newts because of the conspicuous expansion of the chromatophores bringing about a nearly black skin color. The well known deleterious effects of hypophysectomies on the skin, expressed in irregularities of epidermal desquamation and disfunction of the mucous glands were nullified after two or three days of injections. The skin became smooth and slippery again and the injection sites showed very little tendency to inflammatory reaction. The general health of hypophysectomized newts was excellent, the animals ate very well and remained lively for the duration of the experiments. Contrary to that which is reported in another place on the disastrous effects of injections of adreno-cortical hormones in hypophysectomized newts (SCHOTTÉ & BIERMAN, in the process of publication), it is clear that ACTH in dosages administered is clearly beneficial to newts deprived of their pituitaries.

General procedure followed. The effects of ACTH upon regeneration in normal and in hypophysectomized newts may be ascertained by macroscopical observations only for the later stages, at twenty-five days or older amputation ages. Since, however, the effectiveness of the pituitary is limited to the first few days of regeneration, it became essential to determine whether the supposed substitute for this gland, ACTH, would confirm this restrictive action of the pituitary. Emphasis was, therefore, laid on the study of the early stages of regeneration in order to determine whether after administration of ACTH a particular phase of regeneration had been retarded, modified, suppressed or had become altogether normal.

The histological features of normal regeneration characteristic for each amputation age¹ are predictable within the limits of a few days (see recent description of these stages for adult newts

¹ The phrase "amputation age" arose in the course of regeneration experiments because it was a short, efficient term which conveyed without ambiguity the treatment to which the animal in question had been subjected. In addition, there is no commitment as to the status of regeneration, since amputated limbs of two different animals under different treatment for the same length of time often show in one case perfect regeneration, while in the other regeneration is delayed or altogether blocked. The adoption of this term in these papers in place of conventional but more cumbersome phrases is considered justified inasmuch as we felt that rather than confusing the reader, a new, useful and concise terminology had been introduced.

kept at 20° C. in SCHOTTÉ & HALL, *op. cit.*). There are, therefore, reasonably valid criteria for every regeneration age considered for determining the effects of ACTH treatments upon the regeneration in hypophysectomized newts if the histological features of their limbs are compared (*a*) with the aspect in limbs from normal untreated newts serving as standard sample, and (*b*) with limbs from control animals with intact pituitary, having received identical or near identical amounts of ACTH. The limbs from hypophysectomized and from control newts were fixed a variable number of days after amputation, but the fixation dates were so arranged as to coincide with those amputation ages which, in controls, correspond to the wound-healing phase, the phase of dedifferentiation, the phase of blastema formation and finally the phases of growth and differentiation. The limbs and also the heads of the newts were fixed in Bouin's fixative, decalcified in Jenkins' decalcifier and stained routinely with Harris' hematoxylin and Orange G.

EXPERIMENTAL

In a research intended to test the action of a substitute for the supposedly removed pituitary, it was important to ascertain whether this organ was actually absent. For this reason we have made histological sections of 56 heads among the 85 animals studied (with 85 limbs) and it was found that in 48 cases no traces of the pituitary were found within the cranial cavity of the operated animals; in 8 cases, however, some pituitary remnants were discovered, often only in the form of little islets composed of a few cells. In the data of tables 1 and 2 one would expect to find a correlation between the operational success of the hypophysectomies and the regeneration of limbs after replacement therapy with ACTH. The data show, however, that there is no correlation between the presence of pituitary remnants and regeneration, since there are several cases in which small islets of pituitary were found within the cranial cavity, yet regeneration failed to appear. Conversely, there are many cases which showed regeneration in proved absence of the pituitary.

In table 1 all the experiments dealing with the effects of ACTH injections in normal and in hypophysectomized animals are sum-

marized. Since the several groups received variable amounts of ACTH, it is at once plain that there is no correlation between the amounts of ACTH received and regeneration. There were animals which had received as little as six injections (amounting to 3 I.U. of ACTH) and which showed regeneration; there were other animals which had received the double amount and in which

TABLE 1.

Correlations between numbers of injections of ACTH, total amounts of the substance administered, amputation ages of the limbs at the time of fixation and histological findings concerning the status of regeneration in normal and in hypophysectomized newts. (Cases with asterisk indicate inconclusive results concerning regeneration. The operational success of the hypophysectomies is indicated in the following way: cases with pituitary absent marked -, pituitary present +, not verified °.)

I. Regeneration in Limbs of Controls with Pituitary Intact.

No. of Limbs	No. of Injections	Total Amounts of ACTH (in I. U.'s)	Amputation Age at Fixation (Days)	Status of Regeneration on Sections	
				Present	Absent or Uncertain *
10	5 (max.)	2,5	4- 8	—	6 and 4*
19	6-10	3-5	9-12	12	2 and 5*
18	8-12	4-6	16-20	16	2*
18	15+	7,5-10	20-50	15	3*
Total 65				43	8 14*

II. Regeneration in Limbs of Hypophysectomized Newts.

No. of Limbs	No. of Injections	Total amounts of ACTH (in I. U.'s)	Amputation age at fixation (Days)	Status of Regeneration on Sections at 4 to 50 days Amputation Age and Findings concerning pituitary operations	
				Regeneration Present	Regeneration absent or uncertain *
7	2- 7	1-3,5	4- 7	— —	7*
18	10-14	5-7	9-18	7 (5-, 1+, 1°)	8 and 3*
19	15+	7,5+	15-20	14 (9-, 2+, 3°)	— 5*
13	20+	10+	21-50	10 (6-, 1+, 3°)	— 3*
Total 57				31 (20-, 4+, 7°)	8 18*

regeneration failed to appear. Presence or absence of regeneration, the tabulation shows, depends more upon the time of fixation and on other factors dealing with critical regeneration phases than on absolute amounts of ACTH administered.

It is important to state that all the cases which are discussed in detail in this report concern limbs from animals in which the operational success of the hypophysectomies was thoroughly verified by histological examination of the brain cavity.

I. Effects of ACTH on amputated limbs of normal and of hypophysectomized newts during the first week of regeneration.

The wound-healing phase follows amputation without delay and in limbs of untreated normal newts these complex processes are completed, at 20° C., within seven days independently of the final fate of regeneration. On histological sections there are even

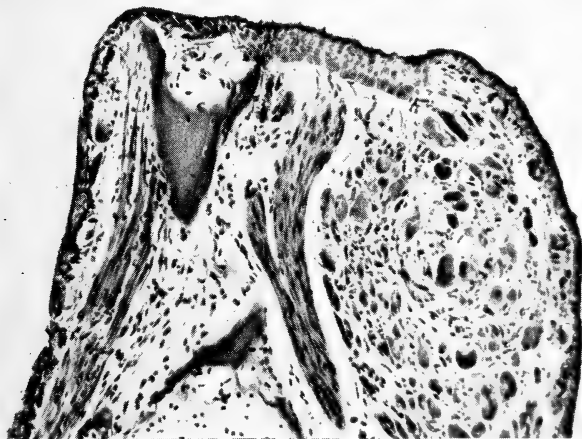


FIG. 1.

Photomicrograph of limb of Case CA-4, from a normal control newt which received five injections of ACTH and was fixed five days after amputation. Note clear edge of wound epithelium of approximately five layers of squamous cells, the unchanged aspect of the cut bone, complete absence of any granulation tissue and the radial nerve butting against the epidermis. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

at this early regeneration age recognizable features relative to the nature of the epidermal covering and to the behavior of sub-dermal tissues which are somewhat indicative of the future fate of regeneration. If there is only delay in regeneration, the epidermis across the raw tissues of the amputation surface will grow in thickness, but will not be lined with a basal membrane and there

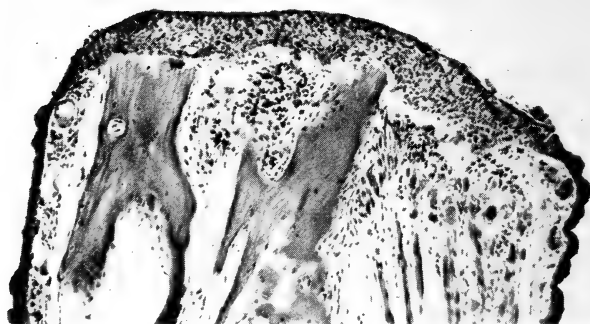


FIG. 2.

Photomicrograph of Case CB-5, a left fore limb from an hypophysectomised and ACTH treated newt after only four days of regeneration. Note considerably more advanced aspect of wound epithelium than in fig. 1 (over twelve strata of cells), beginning dedifferentiation among cellular debris between radius and ulna and fuzzy aspect of distal portions of cut bones indicating possible breaking down of bone tissue. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

will be no or only a few subdermal cells beneath that surface, no matter how advanced the amputation age of the limb. If, however, there is to be a complete arrest of regeneration, the epidermis will rapidly acquire a basal membrane, which once established becomes invariably lined with connective tissue cells—a condition clearly detrimental to further regeneration.

A representative case from each series, Case CA 4, a limb from an ACTH injected control and Case CB 5, for the similarly treated limb of a hypophysectomized newt, is illustrated on figures 1 and 2. (Consult the explanation of these figures for experimental data.) A comparison of the figures of these two limbs indicates that while

neither limb, as may be expected, only five days after amputation, exhibits any visible regeneration, it is clear that the control limb is less advanced than is the limb from its hypophysectomized equivalent. Particularly in respect to the aspects of the wound epithelia and to the early beginnings of dedifferentiation, there is suggestive evidence, but not yet any certitude, that ACTH has affected the limbs of controls more noticeably than the limbs of pituitary deficient animals.

Comparison with standard limbs from normal untreated controls of the same amputation age show that they are in a status of pre-regeneration which resemble more that represented by the limb of the ACTH treated and hypophysectomized case (fig. 2) than that which illustrates the effect of ACTH upon a normal newt (fig. 1). In other words, the limbs of normal but ACTH injected newts are the least advanced in regeneration. These general observations are based on histological studies of seven limbs of hypophysectomized newts and of ten limbs from ACTH treated controls.

II. *Effects of ACTH upon amputated limbs in normal and in hypophysectomized newts during the second week after amputation.*

Normalcy in the process of dedifferentiation which takes place within the second week of regeneration is judged by the end product, namely, presence and number of blastematos cells; delays are recognized by absence of blastema cells when controls kept at the same temperature show appreciable numbers of these; inhibitory effects of ACTH upon regeneration are diagnosed positively when within the first two weeks after amputation cartilage-bone, muscle and connective tissue elements show either no detectable signs of dedifferentiation or only weak beginnings of it.

Nineteen limbs from control animals and 18 limbs from hypophysectomized newts, both groups of animals having received identical daily dosages of ACTH, were fixed between 9 and 12 days after amputation. On histological examination the control series and the limbs from pituitary deprived newts show, each series within itself, remarkably uniform results. The histological features of two representative, but by no means isolated, cases—one from an injected normal animal, Case PB 6 (fig. 3) and one from an

hypophysectomized newt, Case CC 14 (fig. 4) are most instructive.

The comparison of these and of similar cases shows that, while there is unmistakable evidence of dedifferentiation in the limbs of hypophysectomized animals, dedifferentiation is not yet noticeable in the unoperated control animals treated with ACTH. However, the absence of dedifferentiated cellular elements beneath the



FIG. 3.

Photomicrograph of Case PB-6, a left limb amputated through the fore arm from a normal, ACTH injected newt fixed 12 days after amputation and after ten injections of a total of 5 I. U. of ACTH. Comparison between the "old" epidermis in which there is only one layer of keratinised desquamating epithelium and the new, regenerated epidermis over the ulna shows that the latter is much thicker than in the normal skin and that it exhibits two or three layers of keratinised epithelium, selectively staining with Orange G. In addition, there is no space between severed bone and the epidermis, the few connective tissue elements found at the top being adult cells. There is altogether no sign of dedifferentiation within the entire amputation area. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

wound epithelium of the control cases does not indicate suppression of regeneration, for there is no evidence of dermal invasion and the general aspect of the amputation surface is one of delayed, not blocked, dedifferentiation. Comparison of the ACTH treated hypophysectomized cases with untreated controls indicates that at comparable amputation ages a normal limb shows a somewhat larger number of blastematos cells than is visible in figure 4, for

example. There are obviously individual differences between the cases, but the general impression gained from the study of both the ACTH injected controls and the hypophysectomized cases is one of "freezing" of development in the controls and of only slightly delayed initiation of regenerative processes in the limbs of hypophysectomized animals.

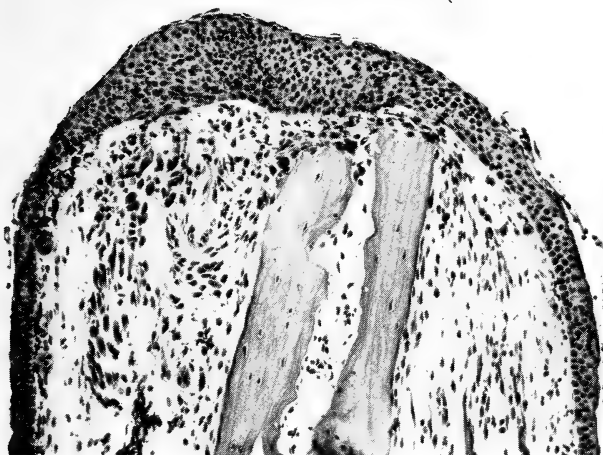


FIG. 4.

Photomicrograph of Case CC-14, a right limb of an hypophysectomized newt having been administered 5 I. U. of ACTH and fixed 12 days after amputation. Note that the desquamating keratinised layers of the "old" epidermis continue without change and without additive layers over the amputation surface; there are many more epithelial layers over the amputation surface than in the control case represented in fig. 3. The ulna, while not yet eroded by dedifferentiation, shows at its distal tip and within its periosteum numerous giant cells. There are additional giant cells visible on the left of the ulna which lie close to the periosteum of the radius (not visible on this figure). The cut surface of the bone is not directly adjacent to the epidermis, but is separated from the latter by half a dozen layers of cells, the nuclei of which present the swollen aspect of nuclei characteristic of blastematos cells. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

III. *Influence of ACTH injections upon limbs of normal and of hypophysectomized newts during the third week of regeneration.*

Criteria for presence of a blastema which normally occurs at the onset of the third week of regeneration are not difficult to establish,

since the accumulation of a mass of blastematous cells in the form of a conical elevation is most typical. In cases, however, where there is interference with regeneration, two types of non-regeneration may occur: there may be a simple blocking of early regeneration or there may be permanent inhibition of regeneration. If conditions have determined a temporary arrest of regeneration only, then such a limb will acquire an aspect similar to that which



FIG. 5.

Photomicrograph of Case PA-2, a left limb from a normal newt having received a total of 7.5 I. U. of ACTH, and fixed after fifteen days of regeneration. Note dermis-free wound epithelium and the edges of radius-ulna in full dedifferentiation; numerous giant cells are visible in this and in adjacent sections; there are also appreciable numbers of blastematous cells in the accumulation stage. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

has been represented in figure 3—no matter what its amputation age. If, however, there is inability to regenerate such as might be caused by absence of nerves or by hypophysectomy previous to amputation, then there is not only absence of a blastema, but also the formation of a crescent-like cap of connective tissue cells which clearly indicates final arrest of regeneration. (See recent discussion of the dermal cap occurrence in non-regenerating limbs in SCHOTTÉ & HALL, *op. cit.*).

Eighteen limbs from normal but ACTH injected animals and 19 limbs from identically treated hypophysectomized newts, all

fixed after at least 15 and not more than 20 days of amputation age, constitute the material of this series.

The inhibitory effect of ACTH upon regeneration in normal newts, merely indicated in the two previous series, now becomes general and pronounced. The differences in regeneration within the two treated series will become evident by the comparison of the

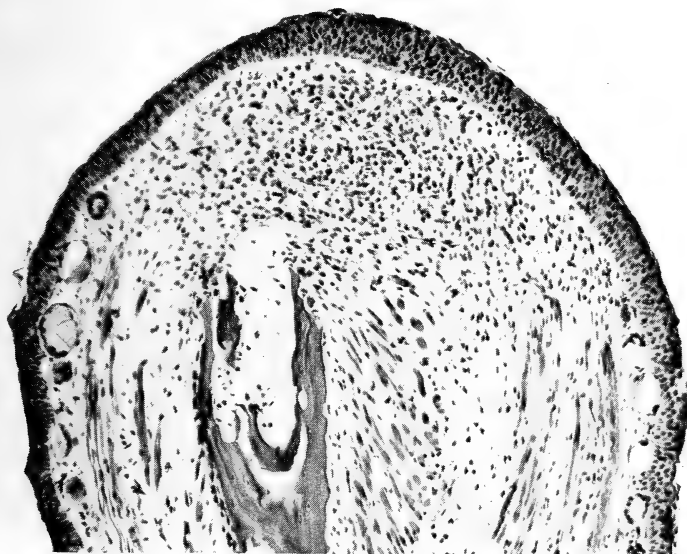


FIG. 6.

Photomicrograph of left limb of Case CC-121, from a hypophysectomised, ACTH injected newt after fifteen days of regeneration. A typical young blastema is unmistakable. Note also the vacuolated cells within the core of the long shaft of the radius. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

section from the most advanced case of regeneration among the 18 injected controls (Case Pa 2, figure 5) with the most advanced case of regeneration among the 19 hypophysectomized newts (Case CC 121, figure 6). Both these cases had been administered identical amounts of 7.5 I.U. of ACTH, and they were both fixed 15 days after amputation. The presence of a distinct blastema formed in absence of the pituitary is unmistakable in figure 6, while figure 5 shows only bare beginning of dedifferentiative activities within the limb of the control animal with intact pituitary.

There is no doubt from this and from similar cases fixed at the time when a blastema may be expected in untreated normal controls, that the limbs from injected controls are lagging behind the hypophysectomized cases by a full stage, while the limbs from injected hypophysectomized newts are retarded in respect to untreated controls by not more than 2 or 3 days.

IV. *Effects of prolonged ACTH treatment.*

In normal regeneration the phase of differentiation, growth and morphogenesis begins when at 20° C. the blastema is well established around the 20th day and continues throughout the 4th week of regeneration during which time the "visible" organogenesis is evidenced particularly by presence of procartilaginous



FIG. 7.

Photomicrograph of right limb of Case CC-130, from a hypophysectomized newt after 21 days of ACTH treatment and regeneration. Note the unmistakable but relatively small blastema representing a lag of about five to six days in comparison to a normal, uninjected control. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

prongs, precursors of skeletal formations. While the progressive steps of the advanced phases of regeneration are difficult to evaluate in terms of standard criteria, this is not important in this research because it has been shown for nearly every physiological factor influencing regeneration, particularly nerves and endocrines, that once the beginning phases of regeneration have run their course, a progressive emancipation of later phases of regeneration in respect to these factors takes place.



FIG. 8.

Photomicrograph of Case CC-3, a right limb from a normal, ACTH treated newt after 21 days of regeneration and injections. Note advanced blastema with beginning formation of a skeletal core in front of the cut bone, the only case among 65 control injected limbs having shown under prolonged ACTH treatment, no inhibition of regeneration whatsoever. ($\times 26\frac{2}{3}$.)

Observations on the effects of ACTH upon regeneration tested on these later stages are based on 18 control limbs and on 13 limbs from hypophysectomized animals, ACTH injected and fixed after 20 days or more of regeneration. The results present a greater variation in responses than was encountered in the previous series.

Among the controls particularly there were three cases in which, even at the advanced amputation age of 25 days, regeneration in form of an obvious increment in new tissue was for all intents and purposes absent, in spite of the presence of blastematosus cells.

Except for a single control case, regeneration in limbs of hypophysectomized newts was regularly more advanced than in the



FIG. 9.

Photomicrograph of left limb of Case CC-3 after 32 days of ACTH treatment and regeneration. Note the relatively small blastema with central procartilaginous prong, but without any carpal, metacarpal or phalangeal differentiation.

controls. Among the 13 cases within the hypophysectomized series, the least advanced regenerate fixed 21 days after amputation is represented by Case 130 (fig. 7). The most advanced control case CC 3 of the same regeneration age and represented in figure 8 had received an identical number of ACTH injections. The advanced status of regeneration of this case is truly exceptional since it corresponds to what might be expected from an untreated normal control limb regenerating under the most favorable conditions.

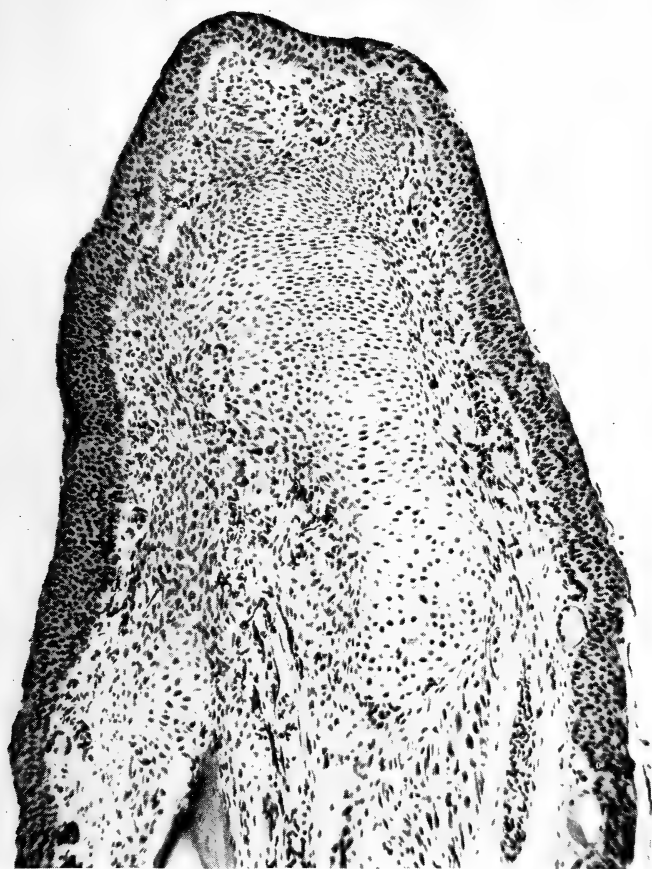


FIG. 10.

Photomicrograph of Case CB-18, a left limb of an hypophysectomised newt having received daily injections of ACTH and having regenerated for 32 days. The section shows advanced morphogenesis with digital differentiations arising from a general mass of carpal and metacarpal procartilage. Advanced morphogenesis is further indicated by well differentiated distal capillaries and more proximally by larger blood vessels. Beginning differentiation of dermal formations at the distal end of the regenerate is also indicated.

All the other limbs of hypophysectomized ACTH treated newts were far ahead in their regeneration in regard to the injected controls as is evidenced by the two oldest cases which were both permitted to regenerate for 32 days and which both had received, in 25 injections, a total of 12.5 I.U. of ACTH. In figure 9 is represented, after 32 days of regeneration, the left limb of the same case CC 3, the right limb of which was illustrated in figure 8 at 21 days of amputation age. It can be seen from the status of regeneration of this left limb that it has barely advanced over its partner during an additional 11 days during which it had received another 5.5 I.U. of ACTH. The figure 10 illustrating the status of regeneration in the limb of a hypophysectomized newt (Case CB 18) shows a very large and normal regenerate exhibiting the requisite features of advanced histogenetic and morphogenetic differentiation, including even the regeneration of a blood vascular system. The comparison of these two sections of the same amputation age and of other comparable sets as well shows that there is no doubt that under ACTH treatment the limb of a hypophysectomized newt regenerates far better than the limb of a control animal with its pituitary intact. The more advanced status of regeneration of the hypophysectomized cases as opposed to the treated controls manifests itself in earlier appearance of the blastemata, in earlier differentiation and in better growth and morphogenesis.

V. *Regeneration of limbs amputated after hypophysectomy and prior to ACTH administration.*

The purpose of this particular experiment was to test the assumption of whether the administration of ACTH to animals regenerating for some time in absence of their pituitaries may overcome the effects of early cicatrization which, if prolonged, invariably leads to complete arrest of regeneration in hypophysectomized newts.

A computation of the results obtained from 28 cases is presented in Table 2. Results show that when limbs were allowed to "regenerate" in absence of the pituitary for less than a week before the onset of ACTH injections, recuperation of regeneration took place in all but one case. When, however, the wound-healing processes in absence of the pituitary had progressed for over a week (9 to

TABLE 2.

Results of observations in 28 limbs from hypophysectomized newts having been amputated a certain number of days prior to administration of ACTH. (The numbers in parentheses indicate the results of histological verification of the operational success of hypophysectomies: pituitary absent -, pituitary present +, not verified °.)

No. of Limbs	Amputation Prior to ACTH Administration No. of Days	No. of Injections	Total Amounts of ACTH Administered (in I. U.'s)	Status of Regeneration at 21 to 37 Days Amputation Age and Findings Concerning Pituitary Operations	
				Reg. Present	Reg. Absent
10	1- 6	15-20	± 10	9 (6-, 2+, 1°)	1-
18	9-12	over 20	over 10	12 (10-, 1+, 1°)	6-
Total 28				21 (16-, 3+, 2°)	7-

12 days), then even the administration of 25 injections failed in about a third of the cases to re-establish the conditions of a "fresh" amputation surface leading to regeneration. In twelve other cases, however, regeneration took place after a considerable delay. The belated recuperation of the capacity for regeneration or its absence is apparently not attributable to the presence or absence of small pituitary fragments as the histological examination of the heads of operated animals has shown. Non-regeneration or great delays in the recuperation of regenerative processes are, however, clearly correlated with the number of days an amputated limb was permitted to heal its wound surface before the administration of ACTH.

Regeneration of the ACTH treated cases (controls and hypophysectomized newts) *after cessation of the injections proceeds normally.* It has already been mentioned previously that the injections, while inhibiting the appearance of early regeneration phases, do not do so permanently: there is no formation of a dermal block, and there is therefore no further interference in blastema formation after cessation of the injections. The injections of ACTH block the progress of regeneration by slowing down the rate of regeneration, but they do not seem to interfere with the mechanism of the process,

as may be observed for ACTH treated hypophysectomized newts. This is not surprising, since we have already shown in previous papers that after the initiation of dedifferentiative processes hypophysectomy does not interfere substantially with regeneration.



FIG. 11.

Photograph of Case CC-113 taken 43 days after hypophysectomy and beginning of ACTH administration. This hypophysectomized newt showed prominent blastemata on both limbs at the time when ACTH injections were discontinued (23 days previous to the taking of the photograph). The right limb amputated after cessation of ACTH injection shows a typical non-regenerating stump. The left limb shows typical normal regeneration of four digits.

Proof that administration of ACTH suppresses the effects of hypophysectomy only temporarily. A special case in which the limbs of an

hypophysectomized animal regenerate after the administration of ACTH, then lose the capacity for regeneration after withdrawal of the drug, followed by fresh amputation, is illustrated in figure 11. (See experimental data of Case CC 113 under explanation of the figure.) This newt received the routine ACTH injections for 18 days, and the injections were discontinued when the two fore limbs showed prominent blastemata. The left limb remained unamputated while the right limb with its 22 day day blastema was fixed and examined histologically. The sections show a well developed blastema with beginning of procartilaginous differentiation. In absence of any further ACTH injection the undisturbed left limb continued to regenerate, and at the total amputation age of 43 days, when the photograph was taken, it showed differentiation of a four digit hand. The right limb, amputated four days after cessation of the ACTH injections, however, failed to regenerate, and 20 days after the second amputation the stump was not only covered with "adult" skin, but there was also a prominent chromatophore, distinguishable on the figure, occupying the center of the healed over surface, a positive proof of complete dermal cicatrization. After the termination of the experiment the head of this case was sectioned, and no trace of pituitary was found within the whole cranial cavity.

The explanation of this case is simple: the histologically verified completeness of pituitary removal makes it certain that both these limbs would not have regenerated, since they were amputated, one simultaneously, the other shortly after the hypophysectomy. Following the administration of ACTH the capacity for regeneration is re-established and leads to the formation of an histologically normal blastema. After cessation of the treatment the left limb continues to regenerate in absence of the pituitary and of ACTH—a result which is not surprising, since we were able to show in previous researches that growth and differentiation may proceed in absence of the pituitary. However, the freshly re-amputated right limb is now exposed to a condition which is similar to that which determines non-regeneration: the pituitary was shown to be missing, and, apparently, the effects of ACTH injections have subsided. Consequently, the newly amputated limb exhibits the well-known aspect of complete cicatrization of a non-regenerating limb.

RECAPITULATION AND CONCLUSION

If we consider first the effects of ACTH on hypophysectomized animals, the compilation of all the cases from the two tables shows that regeneration after ACTH administration had occurred in 34 cases in which the completeness of pituitary removal was histologically ascertained. In view of this dramatic fact it seems superfluous to engage in lengthy discussion concerning the other cases where regeneration failed to appear, since most of these cases concern limbs which were fixed too early or in which diagnosis was uncertain, or in which the administration of ACTH was started when the limb had practically terminated its wound healing processes in absence of the pituitary. The above reported experiments have therefore shown that:

1. The injection of ACTH produces early and immediate effects in the sense that it interferes with the type of wound healing which in hypophysectomized animals invariably leads to blockage of regeneration. This release from the inhibitory effects of hypophysectomies may bring about near normalcy in the regenerative processes within limbs otherwise incapable of regeneration.

2. The restitution by ACTH administration of regenerative capacities in limbs of hypophysectomized newts is complete in the sense that it leads to normal regeneration with full morphogenetic and histogenetic differentiation.

3. The restitution of the capacity for regeneration in limbs of hypophysectomized newts is (for the above reported experiments) attributable to ACTH alone. It acts as an efficient cause only when present; when no more is administered, it ceases to exert its "curative" action and regeneration is blocked again as in limbs of hypophysectomized animals.

The effects of ACTH administration upon limb regeneration in newts with intact pituitary have brought unexpected results:

1. The injection of a few I.U. of ACTH suffices to produce enough disturbances within the early processes of regeneration to block regeneration in all controls.

2. In spite of obvious handicaps to regeneration it is fairly certain that the injection of ACTH in normal animals does not lead to complete inhibition of regeneration. Sections show that in no

case was there formed a dermal pad of the type which can be observed in denervated limbs or in limbs of hypophysectomized and simultaneously amputated newts. Furthermore, the inhibition of regeneration by ACTH administration in animals with intact pituitaries is only a temporary one, since it was shown that after cessation of the injections normal regeneration processes are always resumed, a fact which confirmed the non-toxicity of the ACTH used.

It is not too difficult to understand why the administration of ACTH should cause recuperation of regeneration in an hypophysectomized animal. But it is only a postponement of any explanation of its action to state that ACTH administration releases the mechanism of Selye's general adaptation syndrome in inducing the adrenals to secrete the cortico-steroids which act locally upon the injured area. Any discussion relative to changes of a cellular nature occurring within the amputation surface and determined via ACTH by an hypothetically assumed release of cortical steroids must necessarily remain futile until it is shown by experiment that replacement therapy by cortical hormones is capable of restoring regenerative potencies to limbs of hyophysectomized newts.

SUMMARY

1. The effects of ACTH injections on limb regeneration in normal and in hypophysectomized newts have been studied. ACTH (0.5 I.U. daily) was administered to newts for different periods of time and, therefore, in different amounts. Altogether 150 cases were studied and 56 heads were examined histologically to verify the completeness of pituitary removal.
2. The physiological effects of ACTH injections upon newts are generally beneficial: the animals are lively, eat well and recover from the ill effects of the hypophysectomies; there is marked expansion of chromatophores resulting in nearly black coloration.
3. Injections in control animals with intact pituitaries show that ACTH strongly influences normal regenerative processes. Among the 65 limbs studied histologically and fixed from 4 to 50 days after amputation, it was found that regeneration was considerably inhibited during the first 20 days, less so at

- later amputation ages when emancipation from the inhibitory effects of ACTH is observed and normal regeneration ensues.
4. The effects of ACTH on hypophysectomized newts were investigated in 57 cases in which ACTH was administered simultaneously with the amputations; in an additional series of 28 experiments, ACTH was administered to hypophysectomized newts a variable number of days after amputation. Recuperation of regenerative potencies in limbs of hypophysectomized newts has been observed in most of the cases, but the number of cases of positive regeneration increases with the amputation age of the limb: whereas among the 85 cases studied none showed regeneration if fixed not later than 10 days after amputation, 52 limbs fixed at later amputation ages exhibited clear-cut regeneration. Cases are described where limbs of hypophysectomized animals show evidence of regenerative processes while injected controls of the same amputation age but with intact pituitaries exhibit no signs of regeneration.
 5. The fact that positive regeneration has been observed in histologically verified absence of the pituitary shows that ACTH alone is efficient in replacing the missing pituitary. However, the "curative" action of ACTH upon regeneration of hypophysectomized newts is only a temporary one, since after cessation of ACTH administration, subsequently amputated limbs show no regeneration.
 6. It is suggested that the action of ACTH in determining recuperation of lost regenerative potencies in hypophysectomized newts is attributable to its role within the pituitary-adrenal synergism, operative according to SELYE under conditions of "stress".

LITERATURE CITED

- ADAMS, A. E. 1941. *Studies in Experimental Zoology*. 2d ed. Edwards Brothers, Ann Arbor, Michigan.
- CAMERON, G. R. 1953. *A survey of tissue responses to ACTH and cortisone*. From: *The Suprarenal Cortex*, Proceedings Fifth Symposium etc. Academic Press, New York and London: 155-166.
- CREDITOR, M. C., M. BEVANS, W. L. MUNDY & C. RAGAN. 1950. *Effects of ACTH upon wound healing in humans*. Proc. Soc. exp. Biol. and Med. 74: 245-247.

- GUYÉNOT, E. 1927. *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures, étudiée par les hétéogreffes, et la notion de territoires*. Rev. suisse Zool. 34: 1-51.
- GUYÉNOT, E., J. DINICHERT-FAVARGER & M. GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton*. Rev. suisse Zool. 55: 1-120.
- HALL, A. B. & O. E. SCHOTTÉ. 1951. *Effects of hypophysectomies upon the initiation of regenerative processes in the limb of Triturus viridescens*. J. Exp. Zool. 118: 368-388.
- KIORTSIS, V. 1953. *Potentialités du territoire patte chez le Triton*. Rev. suisse Zool. 60: 301-410.
- NAVILLE, A. 1927. *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures étudiée par les homogreffes*. Rev. suisse Zool. 34: 269-284.
- RAGAN, C. 1952. *The Physiology of the Connective Tissue*. Annual Rev. of Phys. 14: 51-72.
- RAGAN, C., E. L. HOWES, C. M. PLATZ, K. MAYER & J. W. BLUNT. 1949. *Effects of cortisone on production of granulation tissue in the rabbit*. Proc. Soc. exp. Biol. and Med. 72: 718-721.
- RICHARDSON, D. 1940. *Thyroid and pituitary hormones in relation to regeneration. I. The effect of anterior pituitary hormone on regeneration of hind leg in normal and thyroidectomized newts*. J. Exp. Zool. 83: 407-425.
- 1945. *Thyroid and pituitary hormones in relation to regeneration. II. Regeneration of the hind leg of the newt, Triturus viridescens, with different combinations of thyroid and pituitary*. J. Exp. Zool. 100: 417-427.
- SCHOTTÉ, O. E. 1926. *Hypophysectomie et régénération chez les Batraciens urodèles*. C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 43: 67-72.
- SCHOTTÉ, O. E. & A. B. HALL. 1952. *Effects of hypophysectomy upon phases of regeneration in progress (Triturus viridescens)*. J. Exp. Zool. 121: 521-560.
- SCHOTTÉ, O. E. 1953. *The role of the pituitary, of ACTH, and of some adrenocortical extracts in the regeneration of limbs in adult Triturus*. Anat. Rec. 117: 575-576.
- SELYE, H. 1947. *Textbook of Endocrinology*. Acta Endocrinologica Université de Montréal, Montréal, Canada.
- 1950. *The Physiology and Pathology of exposure to Stress*. Acta Endocrinologica Université de Montréal, Montréal, Canada.
- SPRAGUE, R. G., M. H. POWER & H. L. MASON. 1950. *Physiological effects of cortisone and pituitary adrenocorticotrophic hormone (ACTH) in man*. J.A.M.A. 144: 1341-1347.
- WEISS, P. 1939. *Principles of Development*. Henry Holt, New York.
-

N° 16 **C. Taban.** — Variations du poids dans les traitements de longue durée à la chlorpromazine ⁽¹⁾.

Avec 3 figures dans le texte.

(Travail de la Clinique universitaire de Psychiatrie, Bel-Air, Genève.
Directeur Professeur F. Morel.)

*A mon cher maître, le professeur E. Guyénot,
à l'occasion de son 70^e anniversaire, en respectueux
hommage.*

Acquisition thérapeutique récente, la chlorpromazine a été introduite en psychiatrie par les auteurs français, en 1952 ². Son emploi s'est rapidement généralisé. Elle exerce des effets dits « neuroplégiques » sur le système nerveux végétatif et central. On sait l'importance de son action centrale depuis les travaux de CATHALA et POCIDALO (injections de chlorpromazine dans les ventricules cérébraux du chien), et de TERZIAN (examens électro-encéphalographiques). Elle potentialise également l'action de plusieurs autres médicaments, dont les hypnotiques.

En psychiatrie, ses deux modes d'administration les plus habituels sont les suivants: 1) par injections intramusculaires répétées, en association ou non avec d'autres médicaments (luminal, plexonal, phénergan, par exemple), réalisant ainsi une cure de sommeil prolongé, discontinu, qui est poursuivie pendant quelques semaines, 2) par voie orale, en gouttes ou en comprimés, souvent administrés pendant des mois. Bien souvent la cure par injection est accompagnée et suivie d'un traitement *per os*.

Je ne parlerai ici que des cures de longue durée, par comprimés.

Les malades soumis au traitement *per os* changent relativement rapidement de comportement. L'agitation, lorsqu'il y en a, cesse ou est réduite dans une large mesure, les activités motrices et mentales diminuent. On observe, surtout au début, de la somnolence, de la passivité. Les repas sont pris plus régulièrement. Chez les hallucinés les automatismes mentaux pathologiques sont mieux

¹ Chlorhydrate de chloro-3 (diméthylamino-3-propyl)-10 phénothiazine — largactil Specia.

² DELAY, DENIKER et HARE — DESCHAMPS — HAMON, PARAIRE et VELLUZ, suivis de nombreux autres.

tolérés, entraînent moins de réactions vives (anxiété, colère); parfois même, ils disparaissent progressivement. Certains malades agités, chroniques, ont pu être modifiés ainsi, même après des années d'hospitalisation (LABHARDT). Malheureusement, chez ces patients, la cessation du traitement permet souvent à la psychose de se manifester à nouveau. Pour cette raison, nous avons appliqué, à la Clinique de Bel-Air, des cures de chlorpromazine *per os* d'une durée de plusieurs mois, et dans quelques cas de plus de deux ans, chaque essai de suppression du médicament ayant amené une rechute.

Ces malades ont presque tous grossi, parfois dans des proportions considérables. Il m'a paru intéressant de quantifier cet effet secondaire, devenu important. Dans ce but, j'ai examiné deux groupes de malades hospitalisés depuis longtemps. Leur poids, avant le traitement, était relativement stable, et le régime alimentaire n'a pas varié.

Le premier groupe comprend 25 femmes. La plus âgée avait 70 ans et la plus jeune 17 ans au début de la cure. L'âge moyen était de 53 ans. Les diagnostics suivants ont été posés chez ces malades: démence précoce, 12 cas; psychose hallucinatoire chronique, 8 cas; psychopathie, 2 cas; psychose maniaque-dépressive 2 cas; psychose d'étiologie inconnue, 1 cas.

Les doses de chlorpromazine *per os* administrées quotidiennement ont varié d'une malade à l'autre et, chez chaque malade, de 2 à 6 comprimés à 25 mg. Il a fallu adapter la posologie suivant la résistance personnelle ou l'état du moment. Les interruptions de traitement, toutes de brève durée, n'ont pas été relevées, car elles n'ont pas modifié la courbe de poids de façon importante.

Le deuxième groupe comprend 30 hommes. Le plus âgé avait 73 ans et le plus jeune 27 au début de la cure. L'âge moyen était alors de 44 ans. Chez ces malades, les diagnostics suivants ont été posés: démence précoce, 20 cas; manie chronique, 3 cas; paralysie générale, 2 cas; psychopathie constitutionnelle, 3 cas; psychose d'étiologie inconnue, 1 cas; dépression, hypochondrie, 1 cas.

Ils ont reçu des doses quotidiennes de chlorpromazine *per os* allant de 3 à 12 comprimés à 25 mg., là aussi, suivant le moment et suivant la résistance personnelle.

Pour les deux groupes, j'ai relevé les variations du poids après un, trois, six et douze mois, en prenant comme point de compa-

raison le poids avant le traitement. J'ai recherché si ces variations étaient conditionnées par le sexe, par l'âge ou par le type de maladie mentale.

RÉSULTATS.

Le poids moyen avant le traitement oscillait pour chaque groupe et sous-groupe autour de 60 kg. (de 57 à 65 kg.).

I. Influence du sexe (fig. 1).

Après 1 mois de traitement: a) Premier groupe (femmes). La moitié de ces malades (52%) ont réagi par une prise de poids. La moyenne obtenue en divisant par le nombre des malades la différence: somme des gains de poids, moins somme des pertes, est de + 0,58 kg. Cette augmentation représente le 1,35% du poids moyen initial (fig. 1).

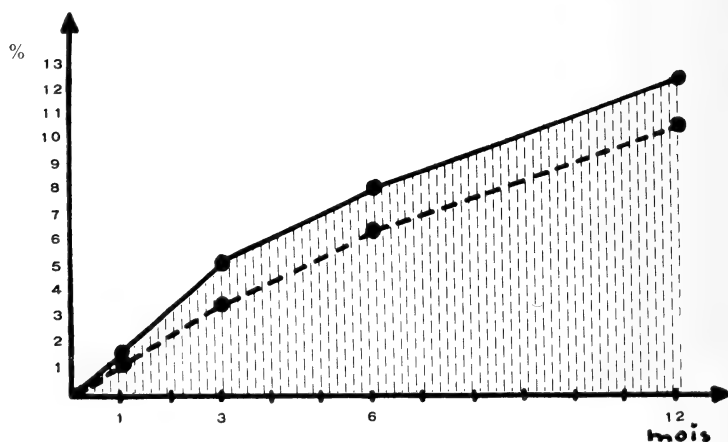


FIG. 1.

Augmentation moyenne du poids en fonction du sexe, au cours de traitement à la chlorpromazine, exprimée en % du poids moyen initial. Le trait pointillé représente le groupe des femmes, le trait plein celui des hommes. Le temps est porté en abscisse, le % de l'augmentation en ordonnée.

b) Deuxième groupe (hommes). — La moitié de ces malades (53%) ont augmenté de poids. La moyenne du gain par malade est de 1 kg., ce qui représente le 1,67% du poids moyen initial (fig. 1).

Après 3 mois de traitement: a) Premier groupe (femmes). — Le 88% de ces malades ont pris du poids. La moyenne du gain par cas est de 2,1 kg., ce qui représente le 3,75% du poids moyen initial (fig. 1).

b) Deuxième groupe (hommes). — Le nombre de malades ayant pris du poids représente le 84% du nombre total. La moyenne du gain par malade est de 3,2 kg., soit le 5,15% du poids initial moyen (fig. 1).

Après 6 mois de traitement: a) Premier groupe (femmes). — Le nombre des malades ayant pris du poids représente le 79% de ce groupe, soit un pourcentage moindre qu'après 3 mois. La moyenne du gain par malade est de 3,7 kg., soit le 6,53% du poids moyen initial.

b) Deuxième groupe (hommes). — Le 87% de ces malades ont augmenté de poids. La moyenne du gain par malade est de 4,8 kg., soit le 8,16% de la valeur initiale moyenne.

Après 12 mois de traitement: a) Premier groupe (femmes). — 83% de ces malades ont pris du poids, pour le 17% l'augmentation dépasse 20 kg. Le gain moyen par cas est de 6,8 kg., soit le 10,9% du poids initial moyen.

b) Deuxième groupe (hommes). — Le 86% de ces malades ont pris du poids, pour le 19% l'augmentation dépasse 15 kg. L'augmentation moyenne par malade est de 7,6 kg., soit le 12,8% du poids initial moyen.

Après plus d'un an de traitement: Le 73% des femmes et le 53% des hommes ont continué de grossir.

Dans le premier groupe, il faut relever le cas de M^{me} Gr., psychose hallucinatoire chronique, dont le poids a passé en 18 mois de 47 à 94 kg., soit du simple au double. Dans le deuxième groupe, le malade ayant grossi le plus est M. Sch., démence précoce, qui a passé en 14 mois de 56 à 81 kg., soit une augmentation de 45%.

II. Influence de l'âge (fig. 2).

Les malades ont été divisés en trois groupes: a) ceux âgés de 20 à 40 ans (13 cas); b) ceux âgés de 40 à 55 ans (19 cas); enfin c) ceux âgés de plus de 55 ans (23 cas).

Après 1 mois de traitement: Pour les malades âgés de 20 à 40 ans, l'augmentation moyenne représente le 2,3% du poids moyen avant

traitement. Pour ceux de 40 à 55 ans, comme pour ceux de plus de 55 ans, elle en représente le 0,9%.

Après 3 mois de traitement: Pour les malades de 20 à 40 ans, l'augmentation moyenne est le 5,2% du poids initial. Chez ceux de 40 à 55 ans, elle en est le 4,3%; chez ceux de plus de 55 ans, le 3,5%.

Après 6 mois de traitement: Pour les malades de 20 à 40 ans, l'augmentation moyenne est de 7%, elle est de 6,1% chez ceux de 40 à 55 ans, et de 7,7% chez ceux de plus de 55 ans.

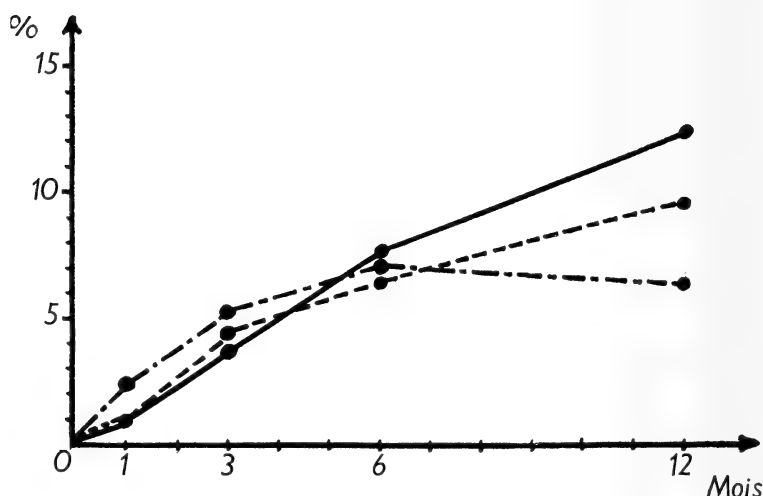


FIG. 2.

Variations de poids en fonction de l'âge, exprimées en % des poids moyens avant le traitement à la chlorpromazine. La courbe dessinée en point-trait-point représente le groupe de malades âgés de 20 à 40 ans, la ligne pointillée celui des malades âgés de 40 à 55 ans, enfin le trait plein, celui des patients de plus de 55 ans.

Après 1 an de traitement: L'augmentation moyenne est de 6,1% pour les malades de 20 à 40 ans, de 9,5% pour ceux de 40 à 55 ans, et de 12,2% pour ceux de plus de 55 ans.

Ces variations sont semblables chez les hommes et les femmes. La baisse du pourcentage de l'augmentation, après douze mois, chez les malades les plus jeunes, s'explique par le départ de la clinique, avant ce délai, de trois patients en très bonne voie d'amé-

lioration. Ceux qui sont restés réagissent moins bien cliniquement et prennent moins de poids.

III. Influence du type de maladie mentale (fig. 3).

1) Huit malades atteints de *psychose hallucinatoire chronique* ont été examinés, tous sont de sexe féminin.

Après un mois l'augmentation moyenne représentait le 0,6% du poids moyen avant traitement. Après trois mois elle en représentait le 2,4%; après six mois le 7,5%; après un an, la 16,1%.

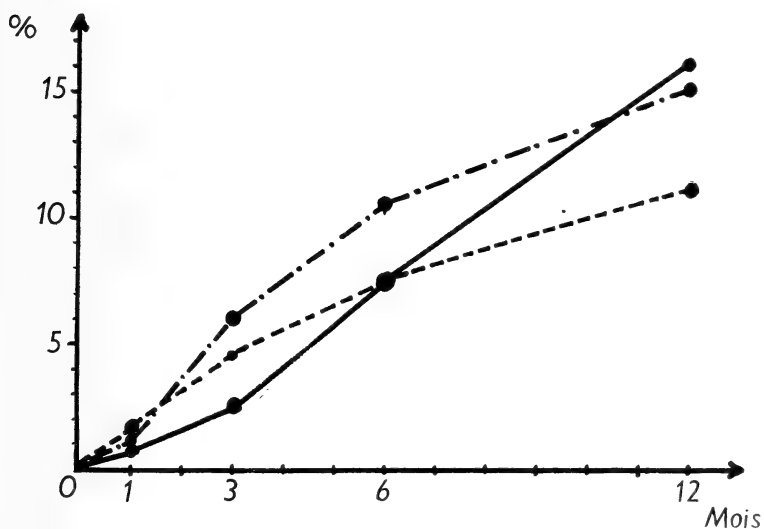


FIG. 3.

Augmentation moyenne de poids en fonction du temps, exprimée en % du poids moyen avant le traitement, chez des psychoses hallucinatoires chroniques (traits pleins), des psychoses maniaque-dépressives (point-trait-point), et des déments précoces (pointillé).

2) J'ai examiné 31 malades (dont 19 hommes) souffrant de *démence précoce*.

Après un mois l'augmentation moyenne de poids représentait le 1,8% du poids initial moyen. Après trois mois elle en représentait le 4,5%; après six mois, le 7,3%; après un an, le 11%.

Il n'y a pas de différence notable entre hommes et femmes quant aux variations observées.

3) Chez cinq malades présentant une *psychose maniaque-dépressive*, les résultats sont les suivants: Après un mois l'augmentation moyenne du poids représentait le 1,2% du poids initial moyen. Après trois mois elle en représentait le 6%; après six mois, le 10,7%; après un an, le 15,1%.

4) Parmi les malades restant, il n'a pas été possible de former des groupes comparatifs, chaque affection n'étant représentée que par un trop petit nombre de cas. Leurs variations de poids n'offrent d'ailleurs pas de particularités notables. Par contre, l'augmentation a été importante dans un cas d'anorexie mentale que m'a rapporté la doctoresse N. BOVET. Il s'agissait d'une jeune fille de 17 ans chez laquelle le traitement classique (isolement, psychothérapie) n'avait pas donné de bons résultats. L'administration de chlorpromazine *per os* a amené une amélioration importante, bien que la malade soit revenue dans son milieu familial ¹.

COMMENTAIRES.

Chez l'animal, des mesures de l'action de la chlorpromazine sur la prise de poids pendant la croissance ont été effectuées par COURVOISIER et DUCROT. Ces auteurs n'ont pas trouvé de différence entre les animaux testés et les témoins. Leurs expériences ont duré un mois pour les rats et six semaines pour les chiots. Ces durées, beaucoup plus courtes que celles de nos traitements, et le fait qu'il s'agissait d'animaux très jeunes, en cours de croissance et non d'adultes, expliquent la différence des résultats. Quelles sont chez l'homme, les raisons de la prise de poids ?

Les résultats que nous avons vu plus haut montrent qu'elle est à peu de chose près la même dans les deux sexes, quels que soient l'âge ou la maladie mentale des patients (psychose hallucinatoire, psychose maniaque-dépressive, démence précoce). C'est chez les psychoses hallucinatoires chroniques que l'augmentation est la plus forte, mais pas de beaucoup.

L'appétit est en général peu modifié. Mais les malades, plus dociles, mangent plus régulièrement qu'auparavant. Dans la quasi-totalité des cas, l'augmentation de poids accompagne l'amélioration

¹ BILLIOTET et GOASGUEN ont déjà signalé l'action favorable de la chlorpromazine dans un cas d'anorexie mentale.

clinique. Cette dernière comprend la cessation de l'agitation, la diminution des activités motrices et mentales, diminution surtout marquée au début du traitement. Le métabolisme basal est abaissé sous l'action de la chlorpromazine (COURVOISIER et coll., DELAY et coll.). C'est pourquoi il faut chercher, je pense, dans la diminution des dépenses énergétiques la cause principale de l'augmentation pondérale.

Pour DONNADIEU et coll., qui l'ont aussi signalée, elle est due à une action de la chlorpromazine sur le métabolisme des lipides. Il est aussi possible qu'il y ait une certaine rétention d'eau, l'apparition d'œdèmes malléolaires discrets peu de temps après le début du traitement chez certains petits cardiaques, le laisse supposer.

La répartition sur les individus du poids acquis ne présente pas de traits caractéristiques; le tissu sous-cutané devient ferme, le visage, le cou, le tronc, la partie inférieure du corps augmentent de volume de façon relativement harmonieuse. Lorsqu'elle entraîne une obésité marquée, cette prise de poids peut devenir gênante, particulièrement chez les cardiaques. Pour parer à cet inconvénient, on peut tenter de limiter la ration alimentaire et, lorsque cela est possible, engager ces patients à une activité plus grande. Mis en regard de l'amélioration remarquable de l'état mental, les ennuis causés dans quelques cas par l'augmentation pondérale sont mineurs.

AUTEURS CITÉS

- BILLIOTET, J. et P. GOASGUEN. 1954. *Guérison rapide d'une anorexie mentale par la déconnexion*. Bulletins et Mémoires de la Société Méd. des Hôpitaux de Paris. 17-18: 571-574.
- CATHALA, H. P. et J. J. POCIDALO. 1952. *Sur les effets de l'injection dans les ventricules cérébraux du chien du chlorhydrate de diméthylamino-propyl N chlorophénothiazine (4560 R.P.) Action centrale de ce produit*. C. R. de la Soc. de Biol. t. 146. 21-22: 1709-1711.
- COURVOISIER, S. et R. DUCROT. 1954. *Recherche des effets de la chlorpromazine (4560 R.P.) sur la sphère génitale et la croissance*. C. R. de la Soc. de Biolog. 7.148. 5-6: 462-466.
- J. FOURNEL, R. DUCROT, M. KOLSKY et P. KOETSCHET. 1953. *Propriétés pharmacodynamiques du chlorhydrate de chloro-3 (diméthylamino-3' propyl)-10 phénothiazine (4560 R.P.)*. Archives internationales de Pharmacodynamie et de Thérapie. V. 92. 3-4: 305-361.

- DELAY, J., P. DENIKER et J. M. HARL. 1952. *Utilisation en thérapeutique psychiatrique d'une phénothiazine d'action centrale élective (4560 R.P.)*. Annales Médico-Psychologiques, t. 2. 1: 112-117.
- P. DENIKER. 1952. *Réactions biologiques observées au cours du traitement par le chlorhydrate de diméthylamino-propyl-N-chlorophénothiazine (4560 R.P.)*. Le Congrès des Médecins Aliénistes et Neurologistes de France et des Pays de Langue Française, Luxembourg.
- DESCHAMPS, A. 1952. *Hibernation artificielle en psychiatrie*. Presse Méd., t. 60. 43: 944-946.
- DONNADIEU, A., M. FLORENTIN et M^{me} FLORENTIN. 1955. *Les incidents au cours du traitement des troubles mentaux par le largactil*. Annales médico-psychol. 113^{me} année, t. 2. 2: 205-216.
- HAMON, J., J. PARAIRE et J. VELLUZ. 1952. *Remarques sur l'action du 4560 R.P. sur l'agitation maniaque*. Annales Méd.-Psychol., t. 1. 3: 331-335.
- HIEBEL, G., M. BONVALLET et P. DELL. 1954. *Action de la chlorpromazine (largactil, 4560 R.P.) au niveau du système nerveux central*. Semaine des Hôpitaux de Paris. 37: 2346-2353.
- LABHARDT, F. 1954. *Die Largactiltherapie bei Schizophrenien und anderen psychotischen Zuständen*. Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie. B. 73. 1-2: 309.
- TERZIAN, H. 1952. *Studio elettroencefalografico dell'azione centrale del Largactil (4560 R.P.)*. Rassegna di Neurologia Vegetativa. 4-5: 211-215.
-

N° 17. **W. Taillard.** — Le rôle de l'hérédité en pathologie vertébrale. Avec 8 figures dans le texte.

(Clinique Orthopédique du Balgrist. Zurich. (Directeur: Professeur Dr M. R. FRANCILLON.)

*En respectueux hommage au professeur
E. Guyénot pour son 70^e anniversaire.*

S'il est certain que l'hérédité joue un rôle très important dans le déterminisme de tous les caractères anatomiques, physiologiques ou psychiques qui différencient l'individu, il est parfois difficile de mettre ce rôle en évidence. Les difficultés se présentent déjà en génétique expérimentale, même lorsqu'on s'attaque à des êtres relativement simples. Il suffit de citer la complexité des facteurs déterminant la forme des ailes de la *Drosophile* ou la couleur de ses yeux. Lorsqu'on aborde les mammifères, le nombre des chromosomes, celui des gènes augmente encore, leur action se complique, et un caractère semblant très simple, comme la couleur du pelage chez la souris, peut être le résultat de l'action combinée de 12 gènes présentant chacun toute une série de mutations.

Quant à l'hérédité humaine, elle accumule toutes les difficultés de la génétique expérimentale: irrégularité de la dominance, fluctuation des caractères pathologiques, pénétrance et expressivité variées, influences du milieu, gènes modificateurs, etc. (GUYÉNOT). A ces difficultés d'ordre purement génétique, il faut encore ajouter toutes celles inhérentes à la recherche médicale: définition et classification des syndromes pathologiques, terminologie, difficultés de retrouver et de contrôler des familles souvent dispersées, modifications importantes dues au milieu, au genre de vie, à la profession; influences pathologiques surajoutées (maladies de la mère durant la grossesse par exemple) sans compter l'incertitude toujours possible de la paternité!

Le rachis humain, organe complexe, soumis pour la première fois dans le règne animal aux conditions mécaniques créées par la station debout ne constitue certes pas un sujet d'études génétiques particulièrement adéquat. Dans la plupart des cas on devra se

contenter de réunir un faisceau d'arguments en faveur d'une étiologie héréditaire, ou en faveur d'un mode de transmission, mais on ne pourra que rarement pénétrer plus avant dans les mécanismes intimes et les interactions des gènes qui déterminent les caractères normaux ou pathologiques que nous observons.

Nous nous bornerons à l'étude des lésions vertébrales pures, excluant tous les grands syndromes héréditaires osseux qui, pour la plupart, touchent également la colonne vertébrale (nanisme, chondrodystrophie, fragilité osseuse, maladie d'Albers-Schönberg, etc...).

1. LA VARIABILITÉ DE LA COLONNE VERTÉBRALE.

La colonne vertébrale, organe complexe, et peu stable, présente un grand nombre de variations anatomiques localisées de préférence à l'union de deux de ses segments et surtout au niveau lombo-sacré et cervico-dorsal (côtes cervicales, lombalisations, sacralisations, vertèbres de transition, hypertrophie des apophyses transverses, etc...). Il est même très difficile, pour ne pas dire impossible de définir un type standard « normal », de colonne vertébrale humaine. KÜHNE (1932, 1934) a le mérite d'avoir tenté une synthèse de nos connaissances sur ce sujet. Son travail, maintes fois critiqué (LENZ 1952, SCHADE 1954) et peut être critiquable est cependant remarquablement documenté et nous apporte un très grand nombre de faits et de résultats intéressants.

KÜHNE a étudié 10.000 radiographies de toute la colonne vertébrale et a retenu parmi elles, celles de 121 individus appartenant à 23 familles. A ce matériel il a ajouté plus tard (KÜHNE 1936) 108 paires de jumeaux uni- et bivitellins. Il a montré qu'il fallait classer les variations de la colonne vertébrale en deux grands groupes: les variations vers le haut ou variations craniales d'une part; les variations vers le bas ou variations caudales d'autre part. Ainsi, chez la plupart des individus, la dernière vertèbre lombaire est la vingt-quatrième, la vingt-cinquième constituant la base du sacrum. Lorsque la vingt-quatrième vertèbre est typiquement lombaire et que la vingt-cinquième est typiquement sacrée, il n'existe aucune variation et l'articulation lombo-sacrée peut être considérée comme « normale ». Mais la vingt-quatrième vertèbre (cinquième lombaire) peut présenter des caractères plus ou moins

nets de vertèbre sacrée; elle peut même, dans les cas extrêmes, s'incorporer complètement au sacrum et ne plus se différencier d'une vertèbre sacrée typique. On dit alors qu'il y a eu variation dans le sens cranial. Par contre, la vingt-cinquième vertèbre (première sacrée) peut présenter des caractères plus ou moins nets de vertèbre lombaire jusqu'à se lombaliser complètement. Il y a eu alors variation dans le sens caudal.

De telles variations se retrouvent à la limite de tous les segments vertébraux, soit l'union cervico-dorsale, dorso-lombaire, lombo-sacrée, et sacro-coccygienne. Elles sont génétiquement déterminées. Ce n'est cependant pas la variation elle-même qui répond à un gène donné, mais le sens seulement de cette variation. Une minime variation de l'un quelconque des niveaux de la colonne vertébrale suffit pour la classer et pour déterminer son sens général. Il existe une paire d'allèles $Cr - cr$ qui déterminent le sens de la variation:

Cr , détermine le sens cranial; il est dominant.

cr , détermine le sens caudal; il est récessif.

Voici, à titre d'exemple, un arbre généalogique démonstratif (fig. 1).

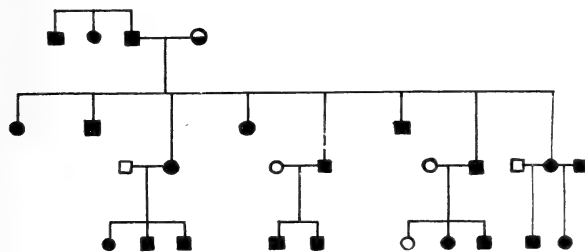


FIG. 1.

Arbre généalogique (KÜHNE) montrant la transmission du sens de la variation de la colonne vertébrale.

- ● Variation dans le sens caudal (récessif).
- ○ Variation dans le sens cranial (dominant).
- Type « normal ».

L'étude des 23 familles de KÜHNE, ainsi que celle des paires de jumeaux a pleinement confirmé l'hypothèse génétique ci-dessus. 48 paires de jumeaux univitellins ont montré une concordance parfaite du sens de la variation; 19 paires présentant une variation caudale et 29 une variation craniale. Par contre, dans 44 paires

de jumeaux bivitellins, on trouvait 12 paires (soit 27,3%) présentant une variation de sens opposé. Cette proportion de discordance se retrouve dans le groupe des frères et sœurs ordinaires où 66,23% présentent une variation concordante et 27,27% une variation discordante.

Les variations caudales sont toujours plus importantes que les variations craniales. Ainsi la variation caudale se manifeste au niveau de tous les segments vertébraux dans 25% des cas, alors que la variation craniale ne le fait que dans 4% des cas. La pénétrance du gène semble donc nettement plus forte pour les homozygotes récessifs que sont les variants dans le sens caudal, que pour les homo- et hétérozygotes dominants que sont les variants dans le sens cranial. Il y aurait là un phénomène de modification de la dominance ou de l'expressivité selon le milieu génotypique à mettre en parallèle avec les résultats obtenus par TIMOFEEFF-RESSOVSKY chez *Drosophila funebris* avec le gène Vti (venae transversae incompletae).

La population de Berlin comprend, selon KÜHNE, 58,5% de types « cranial » et 34,2% de types « caudal », 7,25% des individus ne montrant aucune variation et répondant à la définition d'un type « normal ». Ainsi, une colonne vertébrale correspondant à l'absence de toute variation constatée sur une radiographie, ne serait que le résultat d'une variation non exprimée, mais présente dans le patrimoine héréditaire et susceptible de se manifester dans la descendance. Il y aurait seulement absence de pénétrance du gène. L'expressivité serait également très variable comme le montre l'étude des paires de jumeaux univitellins.

2. LE SYNDROME DE KLIPPEL-FEIL.

Ce curieux syndrome malformatif de la colonne cervicale, décrit pour la première fois par de HALLER en 1745 et par MORGAGNI l'année suivante, individualisé par KLIPPEL et FEIL en 1912, se caractérise avant tout par la brièveté du cou. C'est la maladie des hommes sans cou, le « Froschhals » (cou de crapaud) des auteurs allemands, le télescopage vertébral des auteurs français. Les patients présentent un cou anormalement court, la limite inférieure des cheveux semble abaissée sur le dos, les mouvements de la tête sont plus ou moins limités; les radiographies montrent une réduc-

tion variable du nombre des vertèbres cervicales qui, souvent encore, sont soudées entre elles. Dans les cas graves, la déformation atteint également la colonne dorsale et les côtes provoquant des troubles respiratoires importants, et pouvant même entraîner la mort. On observe aussi de nombreuses malformations associées (bec de lièvre, aplasie de l'oreille, spina bifida, polydactylie, malformations cardiaques). Ce syndrome est relativement rare puisque ZIELENGOLD (1937) n'en relève pas plus de 100 cas dans la littérature. Quelques cas héréditaires démonstratifs ont été publiés.

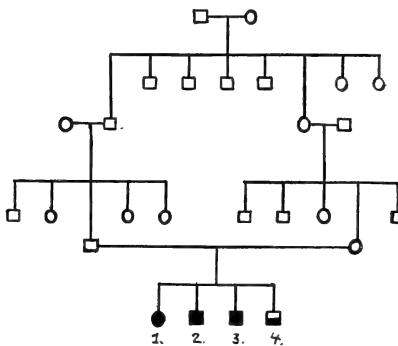


FIG. 2.

Arbre généalogique d'une famille présentant 4 cas du syndrome de Klippel-Feil (selon DEMELER). La fille aînée (n° 1) présentait une légère scoliose cervicale avec spina bifida occulta et une synostose de 3 vertèbres cervicales. Le n° 2 avait une synostose de C 5 à D 1 avec une raideur très marquée du cou. Le n° 3 présentait une synostose étendue cervico-dorsale avec un spina bifida occulta. Le n° 4 était normal, sauf une aplasie des apophyses transverses de L 1.

Le premier, étudié par JARCHO et LEVIN (1938) est celui d'une famille de nègres dont la mère présentait seulement quelques légères anomalies de la colonne cervicale, en particulier un spina bifida occulta. de C 5. Elle eut, à la suite d'un premier mariage avec un homme sain, un enfant également sain. D'un second mariage avec un homme cliniquement sain, elle eut deux autres enfants. Le premier était un garçon présentant une scoliose dorsale avec une réduction du nombre des vertèbres cervicales (5) et dorsales (10). Le nombre des côtes était également diminué; il mourut à l'âge de 6 mois à la suite de troubles respiratoires. Le

second enfant était une fille présentant également une réduction du nombre des vertèbres cervicales (6) et dorsales (11). Le cou était complètement raide, les côtes soudées entre elles et la respiration très difficile. Cette enfant mourut aussi, âgée de 19 jours.

Une seconde famille étudiée par DEMELER (1933) est intéressante par la présence d'un mariage consanguin (fig. 2). Elle parle nettement en faveur d'une hérédité récessive.

Une autre famille présentant un mariage consanguin a été publiée par DE LUCCHI (1942). SICARD (1923) avait pour la première fois mis l'accent sur le rôle joué par l'hérédité dans l'étiologie de ce syndrome, en étudiant le cas d'une mère, de sa fille et de ses deux fils, tous atteints du même syndrome.

3. LE SPINA BIFIDA.

Schématiquement, le spina bifida se présente sous deux formes différentes. La première, grave (Spina bifida aperta), est accompagnée d'une tumeur sacrée plus ou moins volumineuse contenant l'extrémité de la moëlle épinière et les méninges. Elle provoque des lésions nerveuses de la vessie et du rectum ainsi que des membres inférieurs et entraîne souvent la mort des nouveau-nés qui en sont atteints. Elle se trouve dans environ 1 ‰ des naissances. La seconde forme, bénigne (spina bifida occulta) se rencontre dans 15 à 20 % des individus adultes, soit au niveau de L 5 soit au niveau de S 1. Son rôle pathogénique est actuellement considéré comme nul, et elle ne représente plus qu'une simple curiosité osseuse sans importance.

Le rôle joué par l'hérédité dans le déterminisme de cette malformation a été discuté maintes fois sans que l'on arrive à une solution satisfaisante (DEMELE 1933, GATES 1946, BAUR, etc...). A part quelques familles (celles de DEMELER ou de VERSCHUER par exemple) la plupart des cas surviennent isolément et sont le plus souvent uniques dans des familles de plusieurs enfants (LEVEUF 1937).

DEMELE publie une forme grave touchant 4 enfants sur 5.

On connaît également une vingtaine de cas de jumeaux (DE LUCCHI 1942, DEMELER 1933) avec une concordance de 8 sur 10 pour les jumeaux univitellins et de 8 sur 21 pour les jumeaux bivitellins. Les cas publiés parlent en faveur d'un gène récessif conditionnant

au moins les formes graves, mais les faits sont encore trop disparates, et le matériel trop peu important pour que l'on puisse en tirer des conclusions sérieuses.

4. LA SCOLIOSE.

Dans le vaste chapitre des déviations latérales de la colonne vertébrale, il faut différencier deux grands groupes principaux:

a) Des courbures dites secondaires, dont l'étiologie et le mécanisme sont bien connus. Il s'agit soit d'une malformation congénitale (vertèbre cunéiforme), soit d'une paralysie entraînant la rupture de l'équilibre musculaire du tronc (poliomyélite) soit d'une maladie ayant provoqué une lésion asymétrique du thorax (empyème) soit d'une inégalité de la longueur des jambes, etc.

b) Des courbures dites primaires ou essentielles dont nous ignorons complètement l'étiologie et qui surviennent en général au cours de la seconde enfance, s'aggravant rapidement à la puberté pour se stabiliser dès que la croissance de la colonne vertébrale est terminée. Ce groupe comprend le plus grand nombre des scolioses (90% selon OSMOND-CLARK).

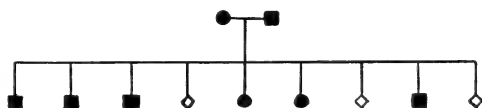


FIG. 3.

Arbre généalogique d'une famille présentant 8 cas de scoliose (selon STAUB).

C'est pratiquement à ce dernier groupe seulement que s'appliquent les recherches génétiques. Quelques travaux traitent des scolioses dues à une malformation osseuse de la colonne vertébrale (FABER, SCHULTHESS); ils ne nous fournissent cependant aucun argument en faveur d'une étiologie héréditaire. Par contre de nombreux documents ont été publiés sur la scoliose essentielle, et presque tous les auteurs qui se sont occupés de ce problème crucial de l'orthopédie ont cité quelques arguments en faveur ou à l'encontre d'une étiologie héréditaire. Ainsi STAUB (1924) publie le cas d'une famille de 9 enfants. Le père et la mère ont une scoliose et leurs 6 enfants vivants en ont une également. Trois enfants morts prématurément ne purent être étudiés (fig. 3). ASHNER et NITSCHÉ

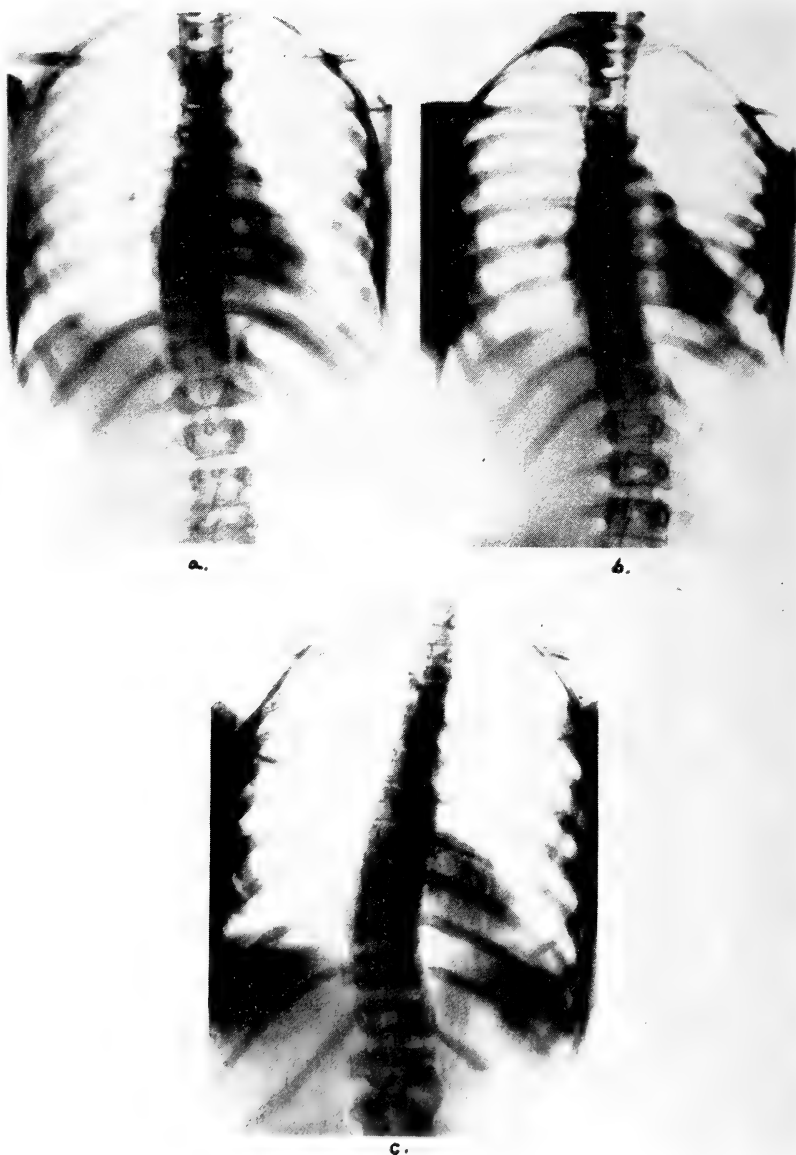


FIG. 4.

Radiographies de la colonne vertébrale chez la mère (*c*) et chez ses deux filles jumelles univitellines âgées de 11 ans (*a* et *b*). Toutes les trois présentent une même forme de scoliose (selon NITSCHÉ et ARMKNECHT).

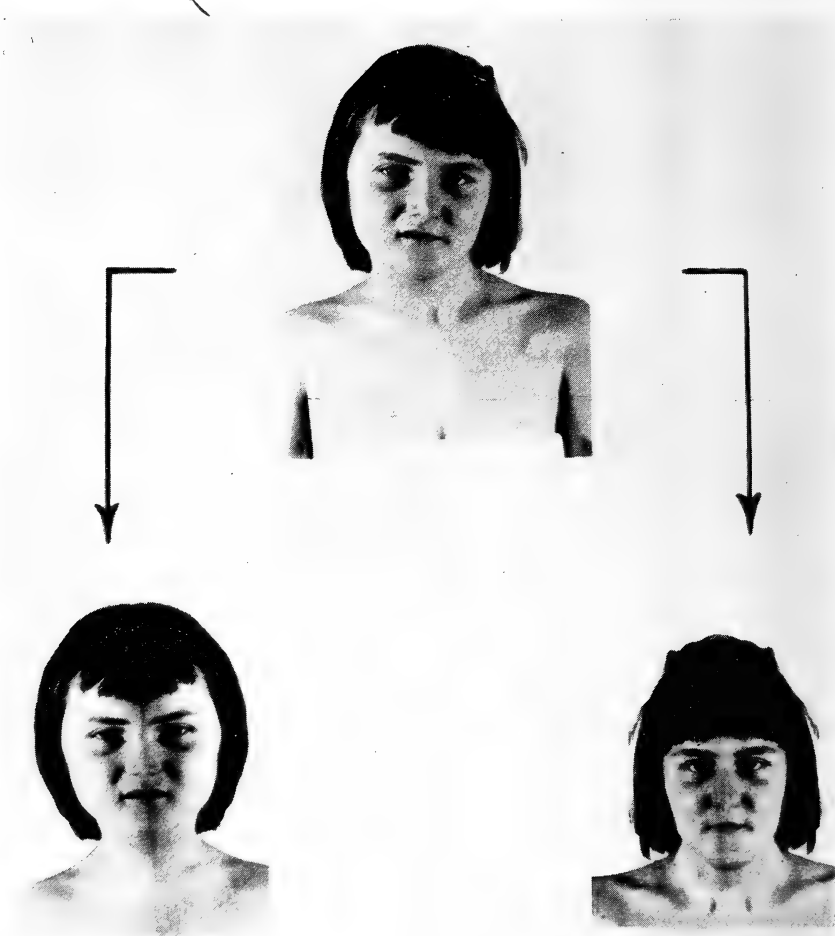
(1928) citent des cas de jumeaux vrais concordants, présentant des scolioses tantôt à convexité droite, tantôt à convexité gauche (fig. 4). KLEINBERG (1951) trouve 23 % de cas familiaux dans une statistique de 150 cas. Des familles comptant 3 à 6 membres atteints ne sont pas rares. En accord avec la plupart des auteurs, il admet une sex-ratio de 70 filles pour 30 garçons.

C'est à FABER que l'on doit l'étude la plus documentée sur la génétique des scolioses. Il a réuni parmi 660 cas, 174 cas familiaux (soit le 26,4 %). La répartition des sexes reste toujours dans la proportion de deux filles pour un garçon, mais il ne semble pas qu'il faille chercher ici l'influence d'un gène lié au sexe; il s'agirait plus simplement d'un effet de la coquetterie féminine poussant les parents à consulter plus facilement leur médecin pour une mauvaise tenue de leur fille que de leur fils. Les statistiques faites dans les écoles, où ce facteur de sélection ne joue plus, donnent une sex-ratio très voisine de 50 % (SCHULTHESS 1907).

Selon les conclusions de l'étude de FABER, la scoliose serait due à un facteur dominant irrégulier. On constate très souvent le saut d'une ou de deux générations. L'expressivité du gène serait très variable et le milieu aurait également une grande influence. Ces conclusions de FABER sont loin d'être convaincantes et nous manquons encore d'explications pour le grand nombre de cas isolés qui forment la majorité de toutes les grandes statistiques.

5. LE TORTICOLIS CONGÉNITAL.

Cette déformation n'entre pas en fait dans les lésions de la colonne vertébrale proprement dites. Elle est due à un raccourcissement d'un des muscles sterno-cléido-mastoïdiens, raccourcissement entraînant une déviation homolatérale de la tête avec rotation du côté opposé (fig. 7). La colonne vertébrale ne présente en général pas d'anomalies, si ce n'est une courbure fonctionnelle qui se laisse redresser dès que le raccourcissement musculaire est corrigé. On a longtemps considéré le torticolis congénital comme une séquelle d'un traumatisme du muscle sterno-cléido-mastoïdien à la naissance; on trouve en effet dans 75 % des cas une dystocie ou une malposition du fœtus *in utero*. Certains faits cependant, parlent contre une telle étiologie. On connaît plusieurs cas de lésion bilatérale et parfaitement symétrique du sterno-cléido-mastoïdien.



Cas E.B (H.17082)

FIG. 5.

Montage photographique mettant en évidence l'asymétrie du visage dans le torticollis congénital.

Certains nouveau-nés ayant présenté lors d'un accouchement difficile un hématome très net du sterno-clédo-mastoïdien se sont guéris sans jamais présenter de torticolis. La description de nombreux cas familiaux a dirigé l'attention des chercheurs vers la possibilité d'une étiologie héréditaire. (BUSCH 1920, ISIGKEIT 1931, FRANCILLON 1938, PFÄNDLER 1952.) BUSCH a publié un très bel arbre généalogique (fig. 6).

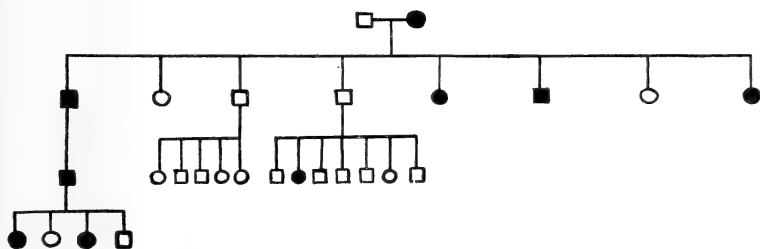


FIG. 6.

Arbre généalogique d'une famille présentant 9 cas de torticolis congénital (selon BUSCH).

ISIGKEIT (1931) étudiant 2673 cas trouve 11,2% de cas familiaux et publie 156 arbres généalogiques plus ou moins complets. La lésion se transmet aussi bien par le père que par la mère; la consanguinité des parents est trois fois plus fréquente dans les cas de torticolis; les jumeaux vrais montrent une concordance des lésions dans 80% des cas et les deux sexes sont touchés de façon identique. ISIGKEIT admet une origine génétique certaine. La dystocie, si fréquente dans ces cas, serait la suite et non la cause du torticolis. Il s'agirait d'une transmission récessive dihybride. Un fait reste cependant troublant, c'est la rareté des cas familiaux, puisque ISIGKEIT lui-même ne peut en réunir plus que le 11% des cas. Cependant en examinant mieux les sujets atteints de torticolis, on voit que le plus grand nombre d'entre eux et même la totalité dans la statistique de FRANCILLON (100 cas) présentent une asymétrie très nette de la face et du crâne (scoliosis capitis, fig. 5). On connaît également plusieurs familles dont certains membres ne montrent qu'une asymétrie faciale sans torticolis alors que d'autres présentent à la fois le torticolis et l'asymétrie du visage. Ainsi dans une famille citée par FRANCILLON, un frère avait une forte asymétrie

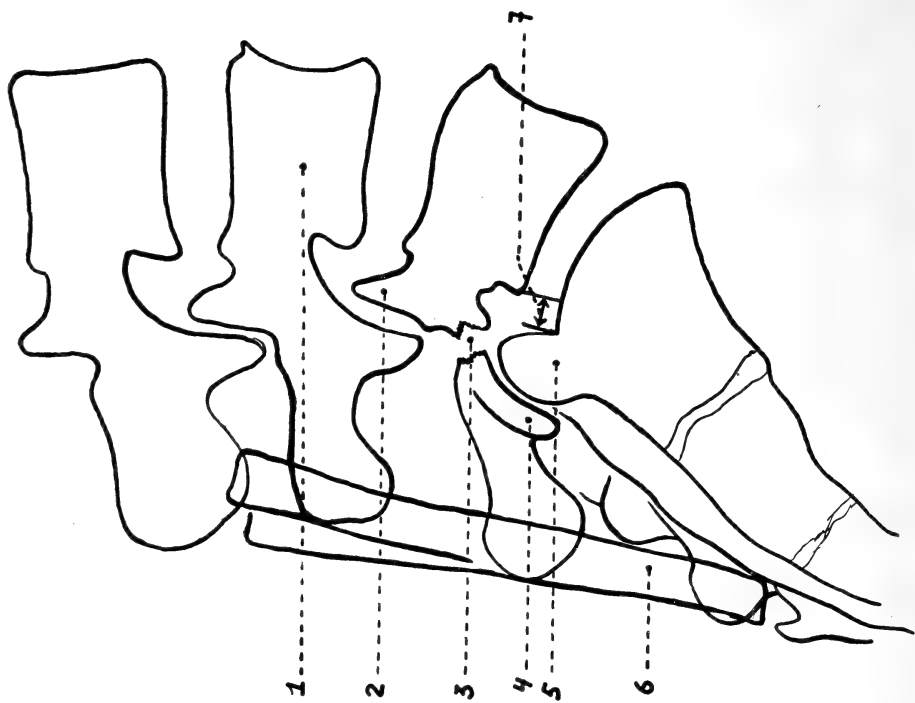
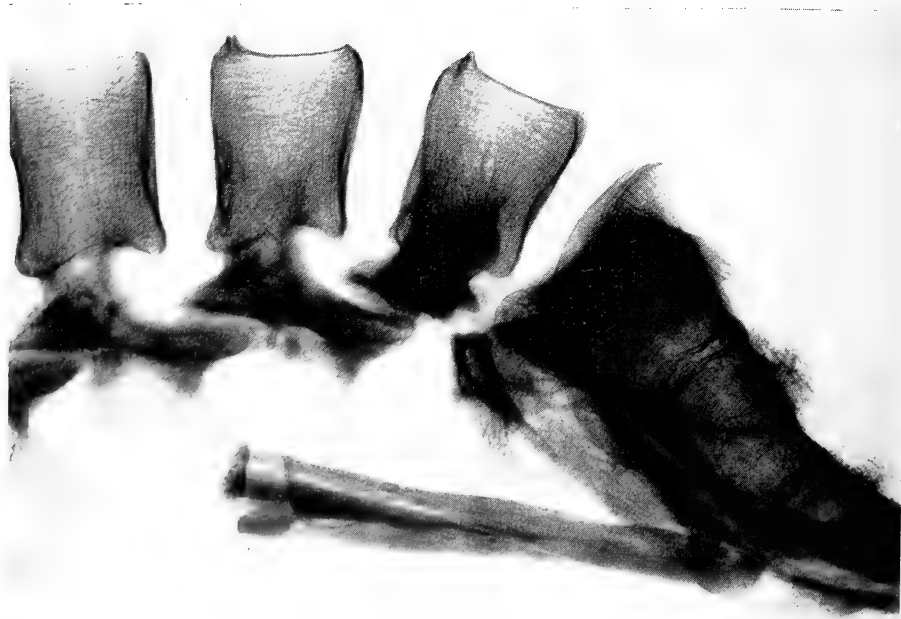


Fig. 7.

Radiographie et schéma d'une pièce anatomique présentant une spondylolisthésis de 5 mm. (cliché de l'Institut pathologique de Zurich). 1: Corps vertébral de L 4. 2: Apophyse articulaire supérieure de L 5. 3: Spondylolyse. 4: Apophyse articulaire inférieure de L 5. 5: Apophyse articulaire supérieure du sacrum. 6: Greffons osseux en bout de L 4 à S 9.

faciale isolée, alors que la sœur présentait la même asymétrie mais avec un torticolis. Cette asymétrie n'est donc pas une conséquence du torticolis puisqu'on la trouve souvent sans lui. D'autre part, elle ne lui est pas proportionnelle. Une légère déviation latérale de la tête peut s'accompagner d'une forte déformation du visage et vice versa.

PFÄNDLER (1952) a trouvé d'autres anomalies associées au torticolis, en particulier une hypoplasie du trapèze et du grand pectoral. Reprenant l'étude du matériel d'ISIGKEIT, il arrive à la conclusion que la lésion se transmet selon le mode d'une dominance irrégulière.

Il serait intéressant de reprendre l'étude génétique du torticolis en y associant celle des asymétries de la face et des autres lésions musculaires de l'épaule et du cou, toutes ces anomalies étant probablement l'expression différente d'un même gène (pléiotropie ?).

5. LA SPONDYLOLYSE ET LE SPONDYLOLISTHESIS.

L'arc vertébral peut être le siège de solutions de continuité, de fentes à localisations variées. La plus connue et la plus fréquente est la fente postérieure ou spina bifida, due au défaut de soudure des deux moitiés de l'arc vertébral sur la ligne médiane. Une autre de ces fentes est située dans la courte portion osseuse qui relie les deux apophyses articulaires supérieure et inférieure (isthme); elle porte le nom de spondylolyse (fig. 7).

Lorsque la solution de continuité est bilatérale, la partie antérieure de la vertèbre (corps vertébral, pédicules et apophyses articulaires supérieures) n'est plus reliée à son arc; le verrou articulaire qui la maintenait dans l'alignement des autres vertèbres est rompu, et, sous l'influence de la pesanteur, elle peut glisser en avant, réalisant l'image classique du spondylolisthesis.

La présence d'une lyse se retrouve avec une fréquence remarquablement constante dans les différentes races. Ainsi la race blanche (européens, américains) présente un pourcentage de 5% de lyses; les esquimaux de l'Alaska et du Yukon étudiés par STEWART en ont un pourcentage beaucoup plus élevé (27,4%). Le tableau suivant résume d'ailleurs les chiffres obtenus dans les diverses populations étudiées:

Fréquence de la lyse.

Auteur	Race	Lyse (%)	Nombre de cas
<i>Blancs</i>			
Bailey	Etats-Unis	4,4	2080 (radiographies)
Congdon	Etats-Unis	5,0	200 (squelettes)
Friberg	Scandinavie	5,6	1834 (radiographies)
Glorieux	—	5,0	—
Jaroschy	Tchécoslovaquie	5,0	130 (squelettes)
Lachapèle	France	5,4	—
Lanier	Etats-Unis	7,0	101 (squelettes)
Le Double	Touraine	5,67	200 (squelettes)
Marique	Belgique	6,0	400 (radiographies)
Meshan	Etats-Unis	5,1	1131 (radiographies)
Rowe et Roche	Etats-Unis	6,4	4200 (squelettes)
Willis	Etats-Unis	6,4	1023 (squelettes)
Lanier	Etats-Unis (Nègres)	5,0	100 (squelettes)
Stewart	Etats-Unis (Nègres)	2,8	497 (squelettes)
Stewart	Etats-Unis (Indiens)	6,3	79 (squelettes)
Stewart	Esquimaux	27,4	350 (squelettes)
Hasebe	Japonais	9,6	287 (squelettes)
Shore	Bantous	8,9	56 (squelettes)

L'étiologie de la spondylolyse n'est pas encore éclaircie. Il ne s'agit certainement pas d'une fracture ni d'une fente congénitale analogue au spina bifida. En effet, l'examen de plus de 600 nouveaux nés n'a jamais permis de la retrouver à la naissance.

Elle se développe entre la naissance et la dixième année. A partir de 10 ans, la proportion classique de 5% (FRIBERG 1939) est déjà atteinte. Il semble qu'elle soit liée à la station debout et au développement de la lordose lombaire qui en est la conséquence directe. Elle n'est en effet jamais observée chez le singe.

L'hérédité joue certainement un rôle dans sa genèse, sans que l'on puisse encore en préciser le mode. De nombreux cas familiaux ont été publiés (BAKKE, BAILEY, JAEGER, ROCHER et ROUDIL, MARIQUE, FRANCILLON, HANHART, REMP). C'est à FRIBERG que l'on doit le plus bel arbre généalogique: celui d'une famille de 66 membres étudiée durant 4 générations et présentant 16 cas de lyse et de spondylolisthesis, soit environ un quart de ses membres.

Un mariage entre deux sujets atteints a donné 7 enfants touchés sur 9 (fig. 8).

GEORGE a publié une famille semblable où des parents atteints tous deux de spondylolisthesis de la cinquième vertèbre lombaire ont eu un fils avec une sacralisation de L 5 et une fille avec une spondylolyse.

Nous n'avons pas encore un nombre suffisant de faits pour tenter une interprétation génétique de ces observations. Des arbres généalogiques comme celui de FRIBERG parlent en faveur

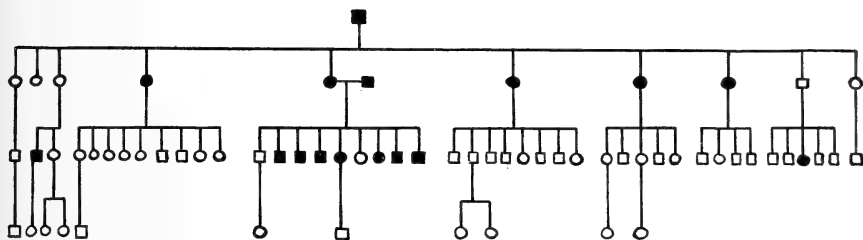


FIG. 8.

Arbre généalogique d'une famille présentant 16 cas de spondylolisthesis (selon FRIBERG).

d'un gène récessif ou à dominance incomplète. Nous devons d'abord réunir un matériel clinique et surtout radiographique suffisant avant de pousser plus loin des recherches rendues d'autant plus difficiles que de nombreux cas de lyse ou de spondylolisthesis ne souffrent jamais et ne consultent pas leur médecin.

7. LA MALADIE DE BECHTEREW.

La maladie de Bechterew ou spondylarthrite ankylosante est une maladie rhumatismale caractérisée par un enraidissement progressif de toute la colonne vertébrale due à l'ossification des ligaments et des petites articulations. Elle débute durant la jeunesse, souvent aux articulations sacro-iliaques, et montre une nette prédilection pour le sexe masculin (80 à 90%).

L'observation de familles de spondylarthritiques, ainsi que de cas de jumeaux vrais atteints au même âge et dans les mêmes conditions a attiré l'attention sur le rôle possible de l'hérédité dans

son étiologie (BÖNI 1950, CLAUSSEN 1938, HERSCH 1951, etc.). BÖNI cite des cas de transmission de père à fils et de mère à fille. Il montre que la maladie de Bechterew touche surtout les individus de type leptosome. Le type constitutionnel seul serait héréditaire, un facteur X, inconnu déclenchant la maladie elle-même. C'est aussi l'avis de CLAUSSEN. Récemment HERSCH et ses collaborateurs, dans une large revue de la littérature, groupent 139 individus appartenant à 61 familles. Ils font une étude statistique soignée des arbres généalogiques publiés et arrivent à la conclusion que la maladie de Bechterew dépend d'un facteur dominant autosomique avec une pénétrance de 70% chez l'homme et de 10% chez la femme. Le gène se trouve probablement présent à l'état hétérozygote dans la proportion de 6 pour 10 0/00. Dans les fratries où la femme est atteinte, on note un effet stabilisant sur la pénétrance, ce qui la rend presque complète dans les deux sexes.

Voici, brièvement résumé, l'état actuel de nos connaissances sur le rôle de l'hérédité en pathologie vertébrale. Certes, nous disposons déjà de nombreux points de repère et d'un abondant matériel clinique parfois fort bien étudié. Cependant, dès que l'on tente de grouper les faits et de réunir les résultats obtenus par des chercheurs différents pour les interpréter en termes génétiques, on s'aperçoit que ce matériel est encore trop disparate, que les méthodes de recherches sont trop variées, et que la plupart des observations, trop souvent incomplètes, ne peuvent être comparées. Compléter ce matériel par des observations cliniques et surtout radiologiques précises; accumuler des documents conformes aux exigences de l'analyse génétique sera la tâche des futurs chercheurs.

BIBLIOGRAPHIE

- ASCHNER, B. et ENGELMANN, G. 1928. *Konstitutionspathologie in der Orthopädie*. Wien. Springer.
- BÖNI, A. et HAUTMANN, F. 1950. *Familiäres Vorkommen von Morbus Bechterew in der Schweiz*. Zeit. Rheumaforsch. 9: 289.
- et KAGANAS, G. 1954. *La clinique et la thérapeutique de la spondylarthrite ankylosante*. Docum. Rheumatol. Geigy. No. 3.
- BAILEY, W. 1947. *Observations on the etiology and frequency of spondylolisthesis and its precursors*. Radiology. 48: 107.
- BAKKE, S. N. Cité par FRIBERG S.
- BUSCH, E. 1920. *Muskulärer Schiefhals und Heredität*. Thèse. Zürich.

- CLAUSSEN, F. et KOBER, E. 1938. *Über die Veranlagung zu Bechterewscher Krankheit und ihr Wesen.* Zeit. f. Mensch. Vererb. Konstit. lehr. 22: 268.
- DEMELE, W. 1933. *Über familiäre Missbildungen der Wirbelsäule.* Thèse. Münster.
- FABER, A. 1936. *Untersuchungen über die Erblichkeit der Skoliose.* Arch. f. Orthop. Unfallchir. 36: 217.
- FRANCILLON, M. R. 1938. *Verebung und Orthopädie.* Jour. Suisse de Med. 68: 1221.
- 1946. *Hérédité et constitution dans le spondylolisthesis.* Jour. Suisse de Med. 76: 141.
- FRIBERG, S. 1939. *Studies on Spondylolisthesis.* Ac. Chir. Scand. (Suppl. 55). Vol. 82.
- GATES, R. 1946. *Human Genetics.* New-York. Macmillan.
- GEORGE, E. M. 1939. *Spondylolisthesis.* Surg. Gyn. Obst. 68: 774.
- GUYÉNOT, E. 1940. *Quelques difficultés rencontrées dans l'étude de l'hérédité humaine.* Actes de la Soc. Hel. Sc. Nat. 57.
- 1942. *L'hérédité.* Paris. Doin.
- 1950. *La variation.* Paris. Doin.
- HANHART, E. 1943. *Ergebnisse der Erforschung von Erbkrankheiten und Missbildungen in der Schweiz.* Arch. Jul. Kl. Stift. 18: 632.
- HERSCH, A. H., STECHER, R. M., SALOMON, W. M., WOLPAW, R. et HAUSER, H. 1950. *Heredity in ankylosing spondylitis.* Am. J. of Gen. 2: 391.
- ISIGKEIT, E. 1931. *Untersuchungen über die Heredität der orthopädischen Leiden.* III. *Der angeborene Schiefhals.* Arch. f. Orth. Chir. 30: 459.
- JÆGER, W. 1935. *Über die Spondylolisthesis.* Fortschr. Röntg. 52: 107.
- JARCHO, S. et LEVIN, P. M. 1938. *Hereditary malformation of the vertebral bodies.* Bull. John Hopkins. Hosp. 62: 216.
- KLEINBERG, S. 1951. *Scoliosis. Pathology, ethiology and traetment.* Baltimore. Williams a. Wilkins.
- KOPITS, I. 1937. *Physiologische Haltungs- und Formänderungen an Fuss und Wirbelsäule bei Zwillingen.* Verh. Deutsch. Orthop. Ges. 31: 101.
- KUHNE, K. 1932. *Die Vererbung der Variationen der menschlichen Wirbelsäule.* Zeit. f. Morph. u. Anthrop. 30: 1-221.
- 1934. *Symmetrieverhältnisse und die Ausbreitungszentren in der Variabilität der regionalen Grenzen der Wirbelsäule des Menschen.* Zeit. f. Morph. u. Anthrop. 34: 191.
- 1936. *Die Zwillingswirbelsäule.* Stuttgart. Schweizerbart.
- LENZ, F. 1952. *Kritik der reinen Wirbelsäulenmethode.* Zeit. f. Morph. u. Anthrop. 43: 9.
- LEVEUF, J. 1937. *Etudes sur le spina bifida.* Paris. Masson.

- DE LUCCHI, G. 1942. *Eredita ed ortopedia*. Bologna. Capelli.
- MARIQUE, P. et LAURENT, Y. 1953. *Spondylolyse de la cinquième lombaire chez deux frères*. Jour. Rad. et. Elect. 34: 497.
- NAEGELI, O. 1934. *Allgemeine Konstitutionslehre*. Berlin. Springer.
- NITSCHKE, F. et ARMKNECHT, P. 1933. *Orthopädische Leiden bei Zwillingen*. Zeit. f. Orthop. 58: 518.
- OSMOND-CLARKE, H. 1950. *Scoliosis*. in *Modern Trends in Orthopaedics*. Londres. Butterworth.
- PERROT, A. et BABAIANTZ, L. 1932. *Quelques considérations sur le syndrome de Klippel-Feil*. Jour. Rad. et Electrol. 17: 670.
- PFÄNDLER, U. 1952. *L'ontogénie et l'hérédité du caput obstipum*. J. de Gén. hum. 1: 83.
- REMPE, W. 1954. *Über sagittale Sakralisationszustände and den unteren Lendenwirbeln und ihre Bedeutung für die Entstehung von Spondylolyse und Spondylolisthesis*. Zeit. f. Orthop. 85: 237.
- ROMICH, S. 1929. *Konstitution und Orthopädie*. Stuttgart. Enke.
- ROCHER, H. et ROUDIL, G. 1929. *Spondylolisthesis*. Arch. Franco-belges de Chir. 32: 224.
- SCHADE, R. 1954. *Vaterschaftsbegutachtung*. Stuttgart. Nägele.
- SCHULTHESS, W. 1907. *Die Pathologie und Therapie der Rückengrattsverkrümmungen*. In *Handbuch der Orth. Chir.* Iena. Fischer.
- SICARD, J. A. et LERMOYEZ, J. 1923. *Formes frustes, évolutives familiales du syndrome de Klippel-Feil*. Rev. Neurol. 39: 71.
- STAUB, H. 1924. *Eine skoliotische Familie*. Zeit. f. Orthop. 43: 1.
- STEWART, T. D. 1931. *Incidence of separate neural arch in the lumbar vertebrae of eskimos*. Am. J. of Phys. Anthrop. 16: 51.
- ZIELENGOLD, M. 1937. *Über Wirbelkoalitionen im Bereiche der Halswirbelsäule*. Thèse. Zurich.
-

N° 18. **Luc Thélin.** — Un nouveau Protiste du genre *Dermocystidium*, parasite de la Perche.

Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte.

(Institut de zoologie et d'anatomie comparée de l'Université de Genève.
Prof. E. Guyénot.)

Le genre *Dermocystidium*, créé par PÉREZ en 1907, comprend des organismes parasites, dont la caractéristique principale est la présence de spores sphériques contenant une grosse inclusion réfringente et colorable. La formation de kystes de forme définie, possédant une membrane propre, constitue une seconde caractéristique.

L'infection est peu généralisée et n'atteint pas gravement l'hôte.

Les affinités de ce genre ne sont pas nettes et prêtent à discussion. Tandis que PÉREZ l'avait placé parmi les Haplosporidies, ALEXEIEFF, puis POISSON l'ont rapproché du genre *Blastocystis* (parasite de l'intestin des Batraciens, également fort mal connu); POISSON a même réuni les deux genres dans une famille nouvelle: les Blastocystidées, qu'il place « au voisinage des levures ».

D'autres auteurs considèrent ce genre comme voisin des Chytridinées (champignons parasites, possédant des zoospores avec flagelles mobiles).

Toutes ces hypothèses n'emportent pas ma conviction, et, avec tous les auteurs ayant personnellement observé des *Dermocystidium*, je considère qu'aucune observation précise ne permet d'assigner à ce parasite une place systématique bien définie et que le plus raisonnable est de le laisser dans la classe suffisamment ouverte, des Haplosporidies.

Les espèces connues jusqu'à présent sont:

1) *Dermocystidium pusula*. Pérez, 1907.

Parasite de la peau des Tritons (*T. cristatus* et *T. marmoratus*). Les kystes sont sphériques avec une paroi épaisse. Les spores mesurent 8 à 10 μ ; l'inclusion, 7 à 8 μ .

- 2) *Dermocystidium branchialis*. LÉGER 1914, DUNKERLY 1914.

Parasite des branchies de la Truite (*T. fario*) où il forme des kystes sphériques de 0,2 à 0,5 mm. de diamètre, munis d'une paroi épaisse. Les spores mesurent 7 à 8 μ et l'inclusion 3 à 4 μ .

- 3) *Dermocystidium ranae*. GUYÉNOT et NAVILLE 1922.

Forme sur la peau des Grenouilles (*R. temporaria*) des kystes en fer à cheval dont la membrane est épaisse autour du corps du boyau et plus fine aux extrémités.

Les spores mesurent 7 à 9 μ et l'inclusion 2 à 4,5 μ .

- 4) *Dermocystidium vejnovskyi*. JIROVEC 1939.

Ce *Dermocystidium* forme sur les branchies du Brochet (*Esox lucius*) des kystes sphériques de 0,2 à 1,2 mm. de diamètre, à membrane fine. Les spores sont légèrement ovoïdes et mesurent 3 à 4 μ ; l'inclusion, 1 à 3 μ .

- 5) *Dermocystidium salmonis*. DAVIS 1947.

Parasite des branchies d'un Saumon (*Oncorhynchus tshawytscha*) où il forme des kystes sphériques à membrane fine. Le diamètre des spores est de 8 à 12 μ ; celui de l'inclusion centrale, de 6 à 7 μ .

- 6) *Dermocystidium koi*. HOSHINA et SAHARA 1950.

Parasite de l'épiderme et de la surface des muscles de la Carpe (*Cyprinus carpio*). Les kystes sont filiformes et les spores subsphériques. Ces dernières mesurent 6 à 14 μ et leur inclusion 4,5 à 10 μ .

Un parasite de l'Huître (*Crassostrea virginica*), qui ne forme pas de kystes et provoque une infection grave de l'hôte est également placé par les auteurs parmi les *Dermocystidium*:

- 7) *Dermocystidium marinum*. MACKIN, OWEN, COLLIER 1950.

Ce parasite provoque dans tous les tissus de l'Huître des abcès bourrés de spores sphériques de 3 à 10 μ . L'inclusion centrale est de forme très variable. Ces spores se divisent directement pour former de petites spores qui grandissent et étendent l'infection.

Il faut probablement rapprocher cette espèce d'un organisme ne formant pas non plus de kyste et mortel pour son hôte:

- 8) *Lymphocystidium daphniae*. RÜHBERG 1933.

Cet organisme avait été décrit par JIROVEC comme un *Dermocystidium*. Il se développe librement dans l'hémolymphe des Daphnies (*D. magna* et *longispina*). Le diamètre des spores est de 4 à 5 μ . L'inclusion centrale n'est pas colorable. Son développement,

étudié par WEISER, l'éloigne encore des *Dermocystidium* et cet auteur a créé pour lui le genre *Lymphocystidium*.

Les observations concernant ces *Dermocystidium* sont avant tout descriptives; celles concernant le cycle et le développement du parasite sont vite résumées. La formation de l'inclusion centrale a été observée avec précision, d'une part chez *D. ranae* (GUYÉNOT et NAVILLE); d'autre part chez *D. salmonis* (DAVIS); elle est en tout point comparable dans les deux cas. Par contre les différentes observations concernant la sporulation sont divergentes: Plasmode unique chez *D. branchialis*, selon les observations de LÉGER; Plasmode compartimenté chez *D. vejdoskyi* (JIROVEC); Développement par cellules individuelles dès le début chez *D. salmonis* (DAVIS). LÉGER suggère en outre l'éventuelle union de deux sporoblastes, mais sans l'avoir constatée.

Les spores mûres sont libérées directement dans l'eau chez *D. pusula* et *D. vejdoskyi*, alors que les kystes mûrs de *D. branchialis* sont énucléés en entier.

Il faut peut-être mentionner que, dans un seul cas, différents stades ont pu être observés simultanément dans le même kyste (DUNKERLY).

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Mes observations personnelles m'ont conduit à étudier sur les nageoires et la peau de jeunes Perches du lac Léman (*Perca fluviatilis*), en captivité depuis deux semaines au moins, une espèce de *Dermocystidium* encore inconnue: *Dermocystidium guyenoti*, que j'ai l'honneur de dédier à mon maître, Monsieur le Professeur E. Guyénot, en respectueux témoignage de mon admiration et de ma reconnaissance.

Hôte.

Perca fluviatilis du lac Léman. Le parasite n'a jamais été observé au moment de la pêche. Il apparaît après une quinzaine de jours passés en aquarium, ou plus. (Eau courante.)

Localisation.

Le plus souvent, les kystes sont situés sur les nageoires: le long des rayons ou dans la membrane. Lorsque l'infection est intense,

ils se trouvent quelquefois sur la peau, à proximité immédiate des nageoires. J'en ai également observé un petit nombre sur la peau de la tête et sur les membranes buccales.

Les kystes.

Les plus petits (0,1 mm. environ) sont ovoïdes ou presque sphériques. Ils possèdent une membrane épaisse, opaque, fortement colorable.

Les autres kystes sont allongés en un boyau cylindrique, légèrement renflé à chaque extrémité. Ils sont blancs, brillants, et mesurent jusqu'à 1,5 mm. de long. Ils sont entourés d'une membrane fine, transparente et peu colorable, suffisamment solide pour que les kystes puissent être isolés sans déchirure.

A maturité, ces kystes peuvent soit être énucléés en entier, soit se rompre à l'extérieur.

Les spores.

Elles sont sphériques, de 8 à 10 μ de diamètre et contiennent l'inclusion réfringente caractéristique des *Dermocystidium*. Cette dernière se colore en rose par le panchrome de Laveran et en noir par l'hématoxyline; elle mesure 5 à 7 μ et remplit presque tout l'espace disponible. Le protoplasme forme une couche fine, un peu plus épaisse et concentrée autour du noyau. Celui-ci est petit (1,5 μ); il est composé d'un nucléole entouré d'une zone claire. (Fig. 1 *a*, et *c*.)

Les spores sont plongées dans une masse protoplasmique visqueuse, qui forme, sur les frottis, des tractus reliant les spores les unes aux autres (cf. *D. ranæ*). (Fig. 1 *d*.)

La formation de l'inclusion centrale est comparable à celle qui a été observée chez *D. ranæ* et *D. salmonis*: tout d'abord de fines granulations se réunissant pour former des grains, puis une seule masse homogène.

L'étude au microscope à contraste de phase confirme ce mode de formation et, de plus, met en évidence l'existence d'un réseau protoplasmique entourant les fines granulations (fig. 1 *b*). Ce réseau diminue à mesure que l'inclusion apparaît. Les restes en sont visibles après coloration à l'hématoxyline ou au Laveran, sous forme d'une zone irrégulière entourant le noyau.

Le dispositif à contraste de phase permet également d'examiner le noyau des spores, peu visible par les colorations. Il est nettement double dans les spores dont le réseau protoplasmique est peu développé; puis simple, plus gros et plus dense, lorsque le réseau occupe toute la spore; dans les spores mûres, il a tendance à former plusieurs nucléoles. Cette observation pourrait peut-être suggérer l'idée d'un début de germination.

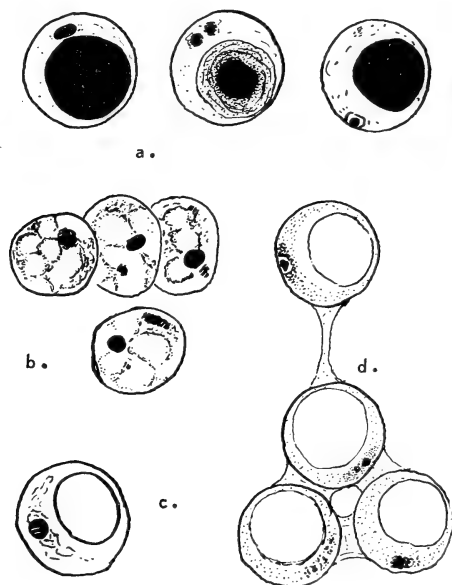


FIG. 1.

Spores de Dermocystidium guyenoti (2 000 \times).

a) Hématoxyline de Heidenhain. — b) et c) Contraste de phase. — d) Panchrome de Laveran.

Développement.

Les kystes de ce *Dermocystidium* n'étaient pas tous au même point de développement. J'ai observé quatre stades différents, mais jamais de formation intermédiaire.

Stade I.

Les plus petits kystes possèdent une membrane épaisse qui renferme du protoplasme très finement divisé formant un réseau

très vague (fig. 2 *a*). Les noyaux sont toujours peu nombreux (entre 20 et 100 par kyste); ils sont gros (7 à 9 μ) et contiennent un petit nucléole, quelques grains chromatiques et une membrane nucléaire bien visible (fig. 2 *b*). Ce sont probablement des figures représentant une multiplication précédant la sporogénèse.

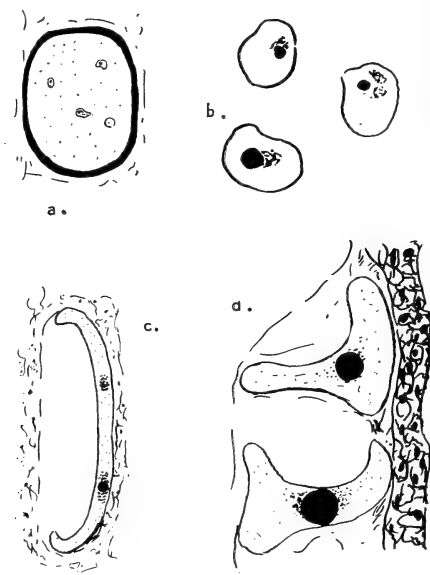


FIG. 2.

Kystes de Dermocystidium guyenoti
(colorés à l'hématoxyline de Heidenhain).

a) Stade I (210 \times). — *b*) Noyaux du kyste précédent (1060 \times). — *c*) Stade II (170 \times). — *d*) Stade II (400 \times).

Stade II.

Ce second stade est représenté par des kystes déjà allongés, avec une membrane fine et transparente. Ils sont remplis de protoplasme clair, semblable à celui des stades I. Par places, il devient plus dense, autour d'une grosse boule fortement chromatique de 10 à 20 μ de diamètre. Il y a 5 ou 6 de ces boules par kyste. Aucun noyau n'est visible (fig. 2 *c* et *d*).

Ce stade est comparable aux descriptions de LÉGER concernant *D. branchialis*.

Stade III.

Un kyste allongé, à membrane fine, était plein de petits éléments irréguliers, allongés (long. 4-5 μ). Ce sont probablement les noyaux des sporoblastes non individualisés. Parmi ces noyaux, on retrouve les boules du stade II, plus grosses (30 μ), mais moins colorables (fig. 3 a).

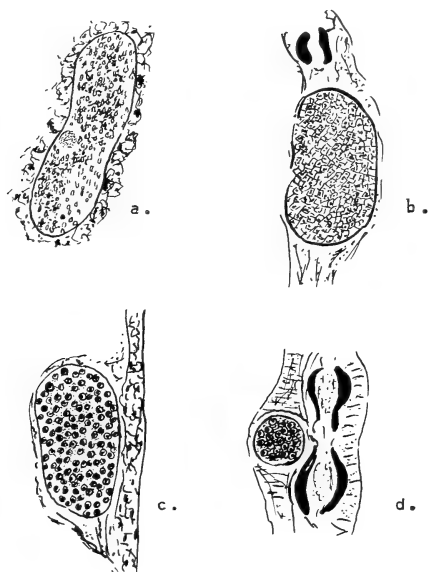


FIG. 3.

Kystes de Dermocystidium guyenoti (100 \times)
(colorés à l'hématoxyline de Heidenhain).

a) Stade III. — b) Stade IV, rempli de sporoblastes. — c) Stade IV, rempli de spores. — d) *idem* (coupe transversale).

Ce stade pourrait éventuellement dériver du stade I par multiplication des noyaux et diminution de la membrane kystique. Il faudrait alors admettre que le stade II serait une figure de dégénérescence du stade I n'ayant pas pu évoluer ?

Stade IV.

Je réunis sous ce chiffre les kystes contenant des sporoblastes individualisés ou des spores mûres. La membrane est plus fine et souvent déchirée. Les sporoblastes sont encore polyédriques, avec

un noyau vésiculaire dont le nucléole est très visible. Tous les stades de la formation de l'inclusion centrale sont présents (fig. 3 *b, c et d*).

Lorsque les spores sont mûres, elles sont toujours sphériques, laissant entre elles des espaces occupés par du protoplasme visqueux, reste de plasmode.

Il faut remarquer que, sauf pour ce stade IV (formation du corps central), l'évolution se fait synchroniquement. Il n'y a jamais de zones plus ou moins évoluées comme celles observées pour *D. branchialis* ou *D. salmonis*.

Le tableau I résume les caractéristiques des différentes espèces de *Dermocystidium*. *D. guyenoti* ne peut être rapproché des parasites des Batraciens à cause de l'épaisseur de la membrane kystique. Il se distingue des parasites des Poissons par la localisation, la forme des kystes, l'épaisseur de la paroi et la dimension des spores. L'espèce la plus semblable, *D. salmonis*, présente un développement par cellules individualisées, tandis que *D. guyenoti* présente un plasmode unique dans les stades jeunes.

ESSAIS DE CULTURE

MORAL (1913) a essayé de cultiver *Dermocystidium pusula* sur des milieux au sucre de raisin ou au jus de prunes. Il n'a obtenu aucun résultat. J'ai à mon tour tenté de cultiver des spores de *D. guyenoti* sur divers milieux (eau stérile; pepsine à 2%; gélose glucosée et gélose de Sabouraud) et selon différents procédés (en milieu humide dans des verres de montre, en gouttes pendantes ou directement entre lame et lamelle). Observées au microscope à contraste de phase toutes les semaines durant un mois et demi, les spores n'ont pas changé d'aspect.

EXPÉRIENCES D'INFECTION.

A. Infections spontanées.

Les Perches ne portent jamais de kyste au moment de la pêche, cependant après un séjour de deux semaines, ou plus, en aquarium, il peut apparaître des kystes sur les nageoires.

La présence de ces kystes, assez peu nombreux, n'a pas d'influence sur l'hôte. Certains les ont conservés pendant plus de deux mois sans en souffrir.

TABLEAU 1.

Comparaison des espèces de Dermocystidium et Lymphocystidium.

	Spore	Inclusion	Kyste	Parois du Kyste	Développement	Hôte	Localisation	Origine
1. <i>D. pusula</i> Perez, 1907.	8-10 μ	7-8 μ	sphérique	épaisse	?	Triton	peau	France- Suisse- Allemagne
2. <i>D. branchialis</i> Léger, 1914.	7-8 μ	3-4 μ	»	»	Plasmode unique et sporogénèse asynchrone	Truite	branchies	France Irlande
3. <i>D. ranæ</i> Guyénot-Naville, 1922.	7-9 μ	2-4,5 μ	en U	»	?	Grenouille	peau	France Suisse
4. <i>D. vejdoskyi</i> Jirovec, 1930.	3-4 μ	1-3 μ	sphérique	fine	Plasmodes multiples	Brochet	branchies	Tchécoslo- vaquie
5. <i>D. salmonis</i> Davis, 1947.	9-10 μ	6-7 μ	»	»	Cellules indépendantes	Saumon	branchies	Etats-Unis
6. <i>D. koi</i> Hoshina-Sahara, 1950.	6-14 μ	4,5-10 μ	filiforme	?	?	Carpe	épiderme	Japon
7. <i>D. gugenoti</i> n. sp.	9-10 μ	5-6 μ	allongé	épaisse puis fine	Plasmode unique Dev. synchrone	Perche	nageoires	Suisse
8. <i>Lymphocystidium daphniae</i> Ruhberg, 1933.	4-5 μ	1,5-2,6 μ	—	—	Multiplication libre des schizontes et des spores	Daphnie	hémolymph	Allemagne Tchéco- slovaquie
9. <i>D. marinum</i> Mackin, et al. 1950.	3-10	?	—	—	Multiplication directe des spores	Huitre	partout	Etats-Unis

B. Infections expérimentales.

J'ai essayé de provoquer des infections en faisant ingérer des kystes à des Perches non parasitées. Plus tard, j'ai procédé par injections intra-péritonéales.

Dans 11 cas sur 16, j'ai observé l'apparition de kystes après ces traitements; il n'est cependant pas toujours possible d'écarter la possibilité d'une infection spontanée intercurrente. Toutefois, dans certains cas, cette éventualité n'entre pour ainsi dire pas en ligne de compte; en voici des exemples:

Perche 32.

Pêchée le 4 août, elle ingurgite, le 6 août, des kystes de *Dermocystidium*. Huit jours plus tard, elle portait un petit kyste (stade IV) sur la nageoire caudale.

C'est la seule Perche parasitée moins de deux semaines après sa capture.

Perche 102.

Pêchée en septembre, elle reste jusqu'au mois de février en aquarium sans jamais porter de kystes. Le 9 février, elle mange des kystes mûrs et le 18, elle porte sur la nageoire pectorale gauche un kyste au stade IV.

Perche 71.

Pêchée en septembre, elle reçoit au début d'octobre en injection deux kystes mûrs dont l'un avait crevé lors de la manipulation. Une semaine plus tard, elle présente une très forte infection; des kystes apparaissent sur toutes les nageoires, au nombre d'environ 40, et présentant, au moment de la dissection (début novembre) les stades I, II et III.

D'autre part, l'étude statistique des chiffres observés, au moyen du test d'indépendance et du critérium X^2 de Pearson permet d'affirmer que ces résultats sont significatifs. Le tableau II donne les chiffres observés et les chiffres qui devraient théoriquement apparaître si le traitement était inopérant.

TABLEAU II.

Comparaison des résultats observés et théoriques.

Table observée				Table théorique			
Kystes		Traitement expérimental		Total	Total	Traitement expérimental	
		Non	Oui			Non	Oui
Non	32	5	37	37	28.3	8.7	Non
Oui	20	11	31	31	23.7	7.3	Oui
Total	52	16	68	68	52.0	16.0	Total

La différence entre les résultats de l'expérience et les chiffres théoriques est sensible. Doit-elle être attribuée uniquement au hasard ou exprime-t-elle l'efficacité du traitement ? Le calcul du critérium X^2 de Pearson donne avec ces chiffres $X^2 = 4,52$ d'où l'on déduit que la probabilité $P(X^2)$ est comprise entre 0,02 et 0,05 (environ 0,04). Autrement dit, les chances pour que les chiffres observés soient dus au hasard sont de 4%. Les statisticiens considèrent qu'une probabilité de 0,05 constitue un seuil en dessous duquel les chiffres sont significatifs. Dans ce cas, on est en droit d'admettre que les Perches ont réellement été infectées expérimentalement.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXEIEFF, A. 1910. *Sur les « kystes de Trichomonas intestinalis » dans l'intestin des Batraciens*. Bull. scient. Fr. et Belg., 44: 339.
- 1911. *Sur la nature des formations dites « kystes de Trichomonas intestinalis »*. C. R. Soc. Biol., 71: 296.
- BEAUCHAMP, P. de. 1914. *L'évolution et les affinités des Protistes du genre Dermocystidium*. C. R. Acad. Sc. Paris, 158: 1359.
- DAVIS, H. S. 1947. *Studies of the Protozoan parasites of fresh water fishes*. Fishery Bull. of the fish and wild life service. 51.
- DUNKERLY, J. S. 1914. *Dermocystidium pusula* Perez, parasitic on *Trutta fario*. Zool. Anz. 44: 179.

- GAMBIER, H. 1924. *Sur un Protiste parasite pathogène des Tritons : Hépatosphaera molgarum*. C. R. Soc. Biol. 90: 439.
- GRASSÉ, P. 1926. *Contribution à l'étude des Flagellés parasites*. Arch. Zool. exp. et gén. 65: 345.
- GUYÉNOT, E. et A. NAVILLE. 1922. *Un nouveau Protiste, du genre Dermocystidium, parasite de la Grenouille. Dermocystidium ranae, nov. spec.*, Rev. suisse Zool. 29: 133.
- HOSHINA, T. et Y. SAHARA. 1950. *A new species of the genus Dermocystidium: D. koi, sp. nov. parasitic in Cyprinus carpio*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 15: 12.
- JIROVEC, O. 1936. *Ueber einige in Daphnia magna parasitierende Mikrosporidien*. Zool. Anz. 116: 134.
- 1939. *Dermocystis vej dovskyi, ein neuer Parasit des Hechtes nebst einer Bemerkung über D. daphniae.*, Arch. f. Protistenk. 92: 137.
- LÉGER, L. 1914. *Sur un nouveau Protiste du genre Dermocystidium, parasite de la Truite*. C. R. Acad. Sc. Paris. 158: 807.
- MACKIN, J. G. 1951. *Histopathology of infection of Crassostrea virginica (Gmelin) by Dermocystidium marinum, Mackin, Owen, Collier*. Bull. Marine Sci. Gulf and Carribean. 1: 72.
- M. OWEN et A. COLLIER. 1950. *Preliminary Note on the Occurrence of a new Protistan Parasite, Dermocystidium marinum, n. sp. in Crassostrea virginica (Gmelin)*. Science. 111: 328.
- MORAL, H. 1913. *Ueber das Auftreten von Dermocystidium pusula Perez, einem einzelligen Parasiten der Haut des Molches bei Triton cristatus*. Arch. mikrosk. Anat. 81: 381.
- PÉREZ, Ch. 1907. *Dermocystis pusula, organisme nouveau parasite de la peau des Tritons*. C. R. Soc. Biol. 63: 445.
- 1908. *Rectification de nomenclature à propos de Dermocystis pusula*. C. R. Soc. Biol. 64: 738.
- 1913. *Dermocystidium pusula, parasite de la peau des Tritons*. Arch. Zool. génér. et exp. 52: 343.
- POISSON, R. 1937. *Sur une nouvelle espèce du genre Dermomycoïdes Granata: Dermomycoïdes armoriacus, parasite cutané de Triturus palmatus*. Bull. biol. Fr. Belg. 71: 91.
- RÉMY, P. 1931. *Présence de Dermocystidium ranae chez une Rana esculenta de Lorraine*. Ann. de parasitologie. 9: 1.
- RÜHBERG, W. 1933. *Ueber eine Hefeinfektion bei Daphnia magna*. Arch. f. Protistenk. 80: 72.
- VESSERAU, A. 1948. *Méthodes statistiques en biologie et agronomie*. (Baillière & fils, Paris.)
- WEISER, J. 1943. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Dermocystidium daphniae, Jirovec*. Zool. Anz. 142: 200.
-

N° 19. **Robert Veyrat.** — Infarctus subaigus du tibia, chez un jeune chien. (Avec 5 figures et 1 tableau.)

(Institut de Pathologie de l'Université de Genève. Directeur: Professeur Erwin RUTISHAUSER.)

Au professeur Emile Guyénot, en témoignage d'admiration et de reconnaissance.

Admise aujourd'hui par chacun, l'existence des infarctus ischémiques de l'os passa longtemps inaperçue; la pauvreté de leur symptomatologie clinique, la rareté chez l'homme des examens anatomo-pathologiques du squelette des membres sont les principales raisons de leur méconnaissance. Les premiers cas cliniques décrits — d'ailleurs sous des diagnostics erronés — furent pour la plupart découverts fortuitement, sur des radiographies faites pour un tout autre motif.

Les pathologistes connaissaient depuis longtemps la nécrose aseptique de l'os, si fréquente dans les épiphyses des os longs (maladies de LEGG-CALVE-PERTHES, d'OSGOOD-SCHLATTER), dans les os du poignet (maladie de KIENBOCK) et dans les os du pied (maladies de KOHLER). En 1928, AXHAUSEN décrivit des infarctus anémiques aigus de l'os, qu'il pensait avoir été causés par des embolies artérielles; en 1934, JAFFE et POMERANZ découvrirent un infarctus cunéiforme dans l'astragale d'un membre amputé pour des troubles circulatoires.

Mais c'est avant tout la maladie des caissons qui attira l'attention des médecins sur les infarctus de l'os et leur permit d'en reconnaître avec certitude l'origine ischémique. Ces lésions osseuses s'observent fréquemment chez les ouvriers qui travaillent dans un milieu où la pression de l'air est portée à plusieurs atmosphères. Lors des décompressions trop hâtives, l'azote, maintenu en solution physique dans le plasma sanguin par la pression élevée de l'air ambiant, se dégage dans le sang et dans les tissus sous la forme de bulles, de la même manière que se libère le gaz carbonique dans une bouteille d'eau minérale fraîchement ouverte. Ces embolies gazeuses s'immobilisent dans les vaisseaux sanguins les plus étroits — notamment dans les artérioles et dans les capillaires — et les obstruent.

Les vaisseaux obstrués sont-ils fonctionnellement terminaux — comme dans le tissu nerveux, le myocarde, le rein, la rate — le territoire qu'ils irriguent souffre d'ischémie et se nécrose. C'est par ce mécanisme que se constituent les infarctus de l'os dans la maladie des caissons. La grande solubilité de l'azote dans les lipides favorise aussi la localisation médullaire de ces lésions.

La plupart de ces infarctus ne donnent lieu à aucune symptomatologie clinique; toutefois, lorsqu'ils sont situés dans les épiphyses, ils entraînent avec le temps une déformation et un affaissement de la surface articulaire qui favorisent le développement d'une arthrose secondaire. Cette dernière affection, par la gêne fonctionnelle qu'elle occasionne, conduit le malade chez le médecin qui découvre alors, sur les radiographies, la présence d'infarctus chroniques dans les épiphyses arthrosiques (BORNSTEIN 1910; BASSOE 1911 et 1913).

De tels cas éveillèrent l'attention de plusieurs auteurs, qui eurent le mérite de rechercher systématiquement ces infarctus de l'os et d'en démontrer la grande fréquence chez les ouvriers des caissons (KAHLSTROM, BURTON et PHEMISTER 1939 *a*; COLEY et MOORE 1940; PHEMISTER 1940 et 1950; TAYLOR 1944).

Plus tard, ils retrouvèrent des lésions osseuses identiques chez des individus qui n'avaient jamais séjourné dans l'air comprimé. Chez quelques-uns de ces malades, la présence d'une thrombartérite ou d'une artériosclérose sténosante des membres rendait probable une oblitération de l'artère irriguant le territoire nécrosé, mais dans beaucoup d'autres cas, l'étiologie de l'infarctus demeura mystérieuse. (KAHLSTROM, BURTON et PHEMISTER 1939 *b*.)

Tous les infarctus que l'on découvre ainsi radiologiquement sont déjà très anciens et datent probablement de plusieurs années. Ils se présentent sous l'aspect de calcifications de taille et de forme très diverses: plages arrondies ou allongées de densité uniforme, grappe d'anneaux calcifiés, pseudo-kystes à parois radio-opaques (SCHINZ, BAENSCH, FRIEDL et UEHLINGER 1951). Ces lésions ont deux localisations électives, les métaphyses et les épiphyses. Les infarctus récents — donc, pas encore calcifiés — sont presque toujours invisibles sur les radiographies.

Dans les rares cas examinés histologiquement, l'infarctus apparaît constitué de tissus nécrotiques — moelle gélatineuse, sans noyaux reconnaissables; trabécules osseux pâles et déshabités —

entourés d'une coque d'apatite, qui établit une démarcation entre l'os complètement nécrosé et l'os vivant ou organisé. Jusqu'ici, il n'a jamais été possible de retrouver l'oblitération artérielle responsable de l'ischémie (KAHLSTROM et PHEMISTER 1946; RUTISHAUSER 1949).

Ces aspects radiologique et histologique sont communs à tous les infarctus chroniques de l'os, que l'ischémie soit due aux embolies gazeuses de la maladie des caissons, à l'artériosclérose ou que sa cause demeure inconnue.

Pour apporter la preuve de l'origine ischémique de ces infarctus, plusieurs auteurs ont tenté de les reproduire expérimentalement chez l'animal, par des ligatures artérielles (KISTLER 1934; HUGGINS et WIEGE 1939; BRAGDON, FOSTER et SOSMAN 1949; DE MARNEFFE 1951)¹.

Avant de résumer les résultats de ces travaux, il est nécessaire de rappeler que l'irrigation sanguine d'un os long est assurée par plusieurs groupes d'artères, qui se distribuent plus particulièrement à une partie déterminée de l'os:

- 1) les branches de ou des artères nourricières irriguent la moelle osseuse, les métaphyses et le tiers interne de la corticale;
- 2) les artérioles périostées, les deux tiers externes de la corticale diaphysaire;
- 3) les artères métaphysaires, les métaphyses;
- 4) les artères épiphysaires, chacune des deux épiphyses.

Chez un animal adulte, la brusque interruption de l'un de ces apports artériels entraîne une nécrose cellulaire de tout le territoire correspondant: par exemple, la nécrose de la moelle osseuse et du tiers interne de la corticale après la ligature de l'artère nourricière ou la souffrance des deux tiers externes de la compacte diaphysaire après section des artérioles périostées, par décortication du périoste. Dans les jours suivants, une suppléance vasculaire s'établit à partir des territoires voisins et l'on assiste à une restitution complète de la moelle et de l'os sans que la nécrose soit

¹ Pour une bibliographie plus complète de ces travaux, veuillez consulter: E. RUTISHAUSER, Ch. ROUILLER et R. VEYRAT: *La vascularisation de l'os: état actuel de nos connaissances*. Arch. Putti: 1954, 5, 9-40.

suivie d'une lyse tissulaire ou d'une fibrose. Après quelques semaines, l'os a recouvré son aspect habituel et ne se distingue en rien de l'os témoin normal (HUGGINS et WIEGE 1939; BRAGDON, FOSTER et SOSMAN 1949). La ligature d'autres groupes artériels produit des résultats comparables.

Chez l'animal en croissance, la présence des cartilages de conjugaison réduit les possibilités de suppléance vasculaire, de telle sorte que la nutrition des épiphyses dépend entièrement des artères épiphysaires; la ligature de ces vaisseaux entraîne une nécrose de toute l'épiphyse.

Pour produire des lésions plus durables, KISTLER (1934 et 1936) eut l'idée d'injecter dans les artères des membres de jeunes lapins une suspension d'encre de Chine, dont les particules les plus grossières obstruent les artérioles. Par ce procédé, les nécroses sont beaucoup plus étendues et, plusieurs mois après l'opération, on observe encore un remaniement osseux intense.

Toutefois, aucune de ces lésions osseuses ne présente l'aspect des infarctus chroniques; il s'agit toujours de lésions aiguës, produites par des perturbations vasculaires très importantes et suivies, dans un délai relativement bref, d'une restitution le plus souvent complète. Jusqu'ici il n'a pas été possible de reproduire, chez l'animal, des infarctus chroniques de l'os, semblables à ceux que l'on observe chez l'homme. De même, toutes les tentatives faites pour produire des infarctus de l'os, en soumettant des animaux à d'importantes et brutales variations de la pression de l'air ambiant, sont demeurées sans succès (HATCHER 1940).

Le cas que nous allons rapporter appartient au groupe des animaux en croissance.

Il s'agit d'une jeune chienne de quelques mois (C 123), pesant 7,5 kg., chez qui nous avons établi une fistule artério-veineuse fémorale selon FISCHLER et SCHRÖDER (1909), immédiatement au-dessous du ligament inguinal gauche. Nous nous proposons d'étudier chez cet animal les transformations osseuses causées par un shunt vasculaire, qui dérive dans la circulation de retour une grande partie du sang artériel destiné au membre.

L'étroitesse des vaisseaux fémoraux rendit l'opération difficile. L'artère et la veine, étirées par les sutures vasculaires, furent appliquées l'une contre l'autre de telle façon que leurs lumières en furent fortement réduites. L'anastomose fut néanmoins réalisée et l'audition d'un souffle continu avec renforcement systolique, comme la palpation d'un fré-

misement sur la plaie opératoire, nous prouva que le shunt artérioveineux était fonctionnel.

Le lendemain, cependant, le souffle avait perdu toute son intensité et se réduisait à un murmure lointain; nous en conclûmes qu'un thrombus pariétal avait obstrué la fistule dans sa presque totalité. Dès ce jour, l'auscultation demeura inchangée.

Trois semaines après l'opération, cette chienne contracta une maladie fébrile, probablement une encéphalite des jeunes chiens, dont un autre animal était mort dans notre chenil peu de temps auparavant. Son état général déclina rapidement. Le corps secoué par de violentes convulsions, cette chienne ne respirait qu'avec beaucoup de difficulté par une bouche remplie d'écume.

Nous la sacrifîâmes 25 jours après l'opération, alors que le souffle auscultatoire était toujours aussi faible et lointain.

Protocole d'autopsie :

Au niveau de la cicatrice opératoire, les vaisseaux fémoraux gauches sont comprimés par une gangue fibreuse; leur lumière est nettement rétrécie sur une distance de 2 cm. A l'ouverture de la veine nous voyons qu'un thrombus pariétal obstrue presque complètement la fistule artérioveineuse; ce même trombus apparaît dans la lumière de l'artère.

De part et d'autre de la cicatrice opératoire, artère et veine fémorales gauches reprennent leur calibre habituel, identique à celui des vaisseaux homonymes droits.

Au cours de la dissection du squelette des deux membres postérieurs, nous avons d'emblée été frappé par l'hypertrophie et l'aspect massif du tibia gauche par rapport au droit. Les autres pièces du squelette — fémurs, péronés, os du tarse et phalanges — sont identiques dans les deux membres, sans la moindre différence de dimension, de poids ou d'aspect.

Les examens radiologiques et histologiques ont confirmé l'intégrité de tout le squelette des membres postérieurs, à l'exception du tibia gauche.

Précisons encore que sur les radiographies faites le jour de l'opération, l'aspect du tibia gauche est tout à fait normal et identique à celui du tibia droit (fig. 1 A).

DESCRIPTION COMPARÉE DES TIBIAS

1. EXAMEN MACROSCOPIQUE.

La simple juxtaposition de ces deux os permet d'apprécier, au premier regard, l'importance des transformations subies en 25 jours par le tibia gauche.

Sa forme est nouvelle. Les deux incurvations opposées, qui donnent au tibia normal la silhouette d'une lettre S largement ouverte, sont comblées. Cet os est devenu un lourd pilier, rectiligne, dont le calibre, à peu près égal sur toute sa longueur, est à peine inférieur à celui des épiphyses. Sa surface périostée est bosselée et rugueuse, même aux endroits où ne s'insère aucun muscle.

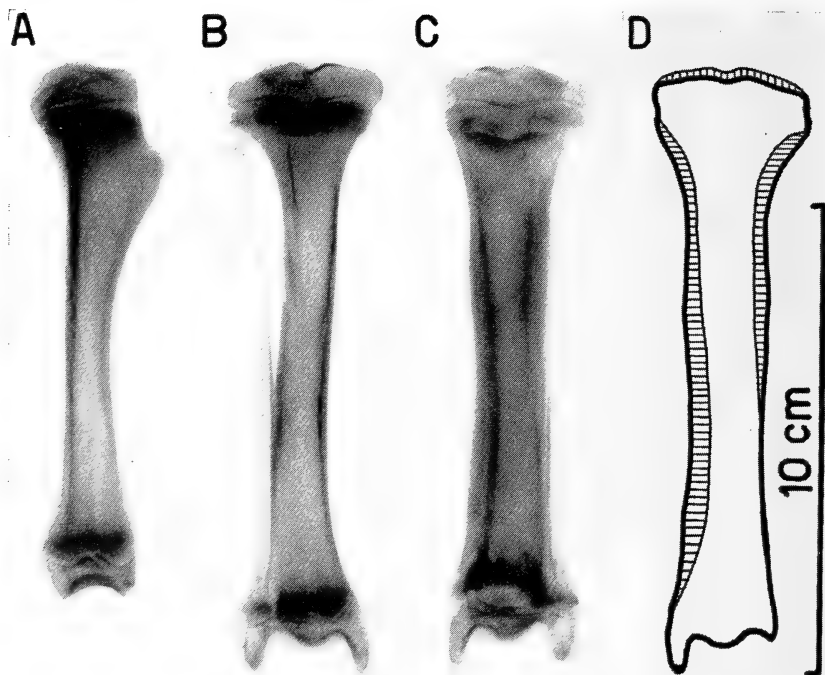


FIG. 1.

- A: radiographie du tibia gauche le jour de l'opération.
 B: radiographie du tibia droit témoin, le jour de l'autopsie, soit après une survie post-opératoire de 25 jours.
 C: radiographie du tibia gauche le jour de l'autopsie. L'ostéophytose périostée forme une gangue épaisse autour de la diaphyse tibiale primitive.
 D: superposition des radiographies B et C, mettant en évidence l'élargissement de la diaphyse tibiale gauche par rapport à celle du tibia droit (hachures horizontales) et la légère supériorité de longueur du tibia droit sur le gauche (hachures verticales). En trait épais: la silhouette du tibia gauche; en trait fin: celle du tibia droit témoin.

Réduction: environ $\frac{2}{3}$.

Les mensurations et les poids, réunis dans le tableau I, confirment en tout point cette première impression. Le tibia gauche est légèrement plus court que le droit (de 2 mm.); le périmètre de la diaphyse est fortement accru, de 31 à 39% suivant le niveau examiné. Son hypertrophie, enfin, est attestée par un poids de 84 g. contre 60 g. pour le tibia droit, soit une différence de 40%.

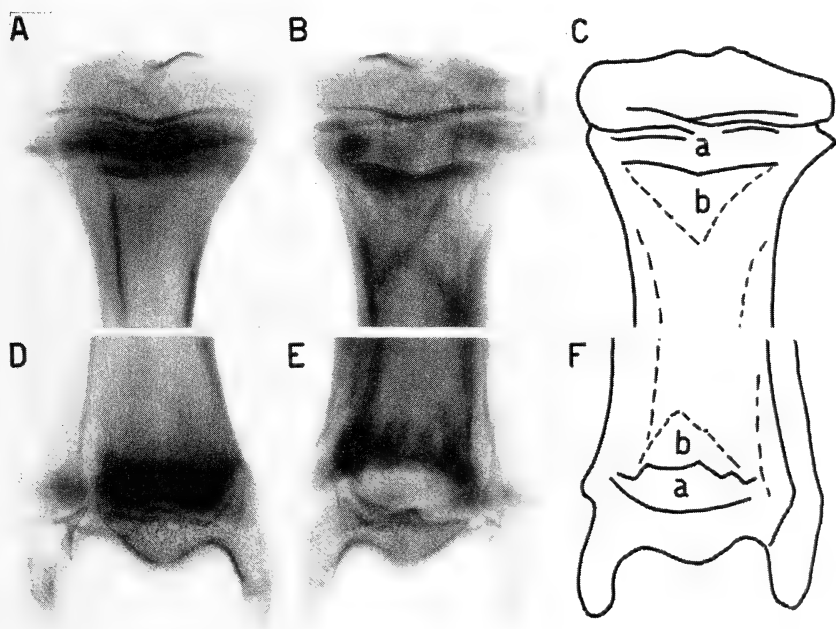


FIG. 2.

A: radiographie de la métaphyse supérieure du tibia droit témoin.

B: radiographie de la métaphyse supérieure du tibia gauche.

C: schéma de la métaphyse supérieure du tibia gauche.

D: radiographie de la métaphyse inférieure du tibia droit témoin.

E: radiographie de la métaphyse inférieure du tibia gauche.

F: schéma de la métaphyse inférieure du tibia gauche.

Observer, dans le tibia gauche (B et E), l'important élargissement des cartilages de conjugaison (en *a*), la présence dans chaque métaphyse d'un triangle radio-opaque (en *b*), appliqué par sa base contre le cartilage conjugal, et l'intégrité des épiphyses.

Grossissement: 1 ×.

TABLEAU I.

Dimensions et poids des tibias de la chienne 123.

	Tibia droit	Tibia gauche	Différence au profit du tibia gauche
<i>Longueur totale</i> , mesurée des épines tibiales à l'interligne articulaire tibio-tarsien.	122,5 mm.	120,5 mm.	— 2 mm.
<i>Largeur de l'épiphyse supérieure</i> , mesurée dans le plan frontal.	33,0 mm.	33,0 mm.	0 mm.
<i>Largeur de l'épiphyse inférieure</i> , mesurée dans le plan frontal.	23,0 mm.	24,0 mm.	+ 1 mm.
<i>Périmètre de la diaphyse</i> , mesuré 5 cm. au-dessous des épines tibiales.	65,0 mm.	85,0 mm.	+ 20 mm. + 31 %
<i>Périmètre de la diaphyse</i> , mesuré 5 cm. au-dessus de l'interligne articulaire tibio-tarsien.	54,0 mm.	75,0 mm.	+ 21 mm. + 39 %
<i>Poids.</i>	60 g.	84 g.	+ 24 g. + 40 %

2. EXAMEN RADIOLOGIQUE.

Sur les radiographies, il est possible de distinguer, dans la masse radio-opaque du tibia gauche, la silhouette plus mince et galbée de la diaphyse primitive, qui maintenant est entourée de tous côtés par un tissu radio-opaque, sans structure reconnaissable. Cette gangue comble toutes les concavités du tibia original et lui donne cet aspect massif et lourd qui nous avait d'emblée frappés.

Les radiographies de la figure 2 permettent un examen plus approfondi des extrémités du tibia gauche. Nous constatons notamment que les deux épiphyses n'ont subi aucune transformation et qu'elles sont identiques à celles du tibia droit témoin,

tant par leurs dimensions que par leur structure. Il n'en va pas de même des régions métaphysaires.

Sur les radiographies du *tibia droit normal*, le *cartilage de conjugaison proximal* apparaît comme une lame radioperméable, large de 0,5 mm., en forme d'accent circonflexe renversé, limitée sur ces deux faces par un trait radio-opaque. Les stries longitudinales de la métaphyse correspondent aux travées initiales de l'ossification enchondrale.

Sur les radiographies du *tibia gauche*, le *cartilage conjugal proximal* ne se présente sous l'aspect d'une ligne franche, radioperméable, que dans ses parties, interne et externe, les plus latérales. Dans sa portion médiane, au niveau de la tubérosité antérieure, il se confond avec une large bande grisâtre de 6 mm. de hauteur, limitée sur sa face inférieure par un trait radio-opaque, à bords francs, parallèles à la limite supérieure du cartilage conjugal. Plus bas, dans la métaphyse proximale, se détache un triangle radio-opaque, plus dense que le reste de l'os, dont la base est appliquée contre le cartilage de conjugaison.

Au niveau de la *métaphyse distale*, on retrouve les mêmes différences de structure entre les deux os. Dans le *tibia droit*, le cartilage de conjugaison distal apparaît comme une ligne blanche étroite, large d'un demi-millimètre, dessinant une courbe à concavité supérieure. Dans le *tibia gauche*, ce cartilage, fortement épaissi dans ses deux tiers médians, atteint une hauteur de 6 mm. Il est surmonté par un triangle radio-opaque, dont la pointe est dirigée vers le haut.

Les constatations radiographiques faites sur le tibia gauche peuvent se résumer ainsi:

1. Les épiphyses tibiales, supérieure et inférieure, comme le péroné gauche, n'ont subi aucune modification radiologiquement décelable.
2. L'important élargissement de la diaphyse tibiale est dû à une apposition périostée massive.
3. Les deux cartilages de conjugaison sont considérablement élargis dans leur portion médiane.
4. Dans chaque métaphyse se détache un territoire cunéiforme, radio-opaque, appliqué par sa base au cartilage conjugal.

3. EXAMEN HISTOLOGIQUE.

Après décalcification par l'acide nitrique dilué, les deux tibias ont été débités, selon le même schéma, en fragments longitudinaux et transversaux. De cette manière, chaque coupe histologique du tibia gauche modifié a pu être comparée avec la coupe correspondante du tibia normal droit.

Une partie de ce matériel a été enrobé en celloïdine, l'autre en paraffine. Les colorations histologiques suivantes ont été utilisées: hématoxyline-éosine, trichromes de van Gieson et de Mallory, coloration de l'élastine, imprégnation argentique selon URECHIA-NAGY (1931).

a) *Coupes transversales des diaphyses tibiales.*

La comparaison des coupes transversales prélevées à mi-hauteur de la diaphyse nous oriente rapidement sur la nature des transformations subies par le tibia gauche.

La corticale du tibia droit témoin est encore du type juvénile (fig. 3 A et C). Elle ne contient des ostéones, d'ailleurs incomplets, que dans son tiers externe. En allant du périoste à l'endoste, les espaces vasculaires s'élargissent et le tissu osseux devient trabéculaire; si bien que, dans sa moitié interne, la corticale est

FIG. 3.

Coupes transversales des diaphyses tibiales, faites à des hauteurs correspondantes (A s'oppose à B et C à D).

Grossissement: A, B, C et D: 2 ×; E: 15 ×.

A: tibia droit témoin. Col.: hématoxyline-éosine.

B: tibia gauche. Col.: hématoxyline-éosine.

On distingue nettement les deux couches concentriques: la corticale spongiosée et l'ostéophytose périostée massive. En face de la flèche: le secteur de la diaphyse reproduit en E.

C: tibia droit témoin. Coupe épaisse de 200 μ , photographiée en lumière polarisée.

D: tibia gauche. Coupe épaisse de 200 μ , photographiée en lumière polarisée. La démarcation entre corticale spongiosée et ostéophytes périostés radiaires est particulièrement franche.

E: agrandissement d'un secteur de la diaphyse du tibia gauche, reproduite en B.

De gauche à droite: le périoste, les ostéophytes périostés radiaires, la corticale spongiosée et la cavité médullaire.

A cet endroit, un espace vasculaire, contenant une artériole et un large sinus veineux, traverse la couche ostéophyttaire de part en part, réunissant l'ancienne corticale au périoste.

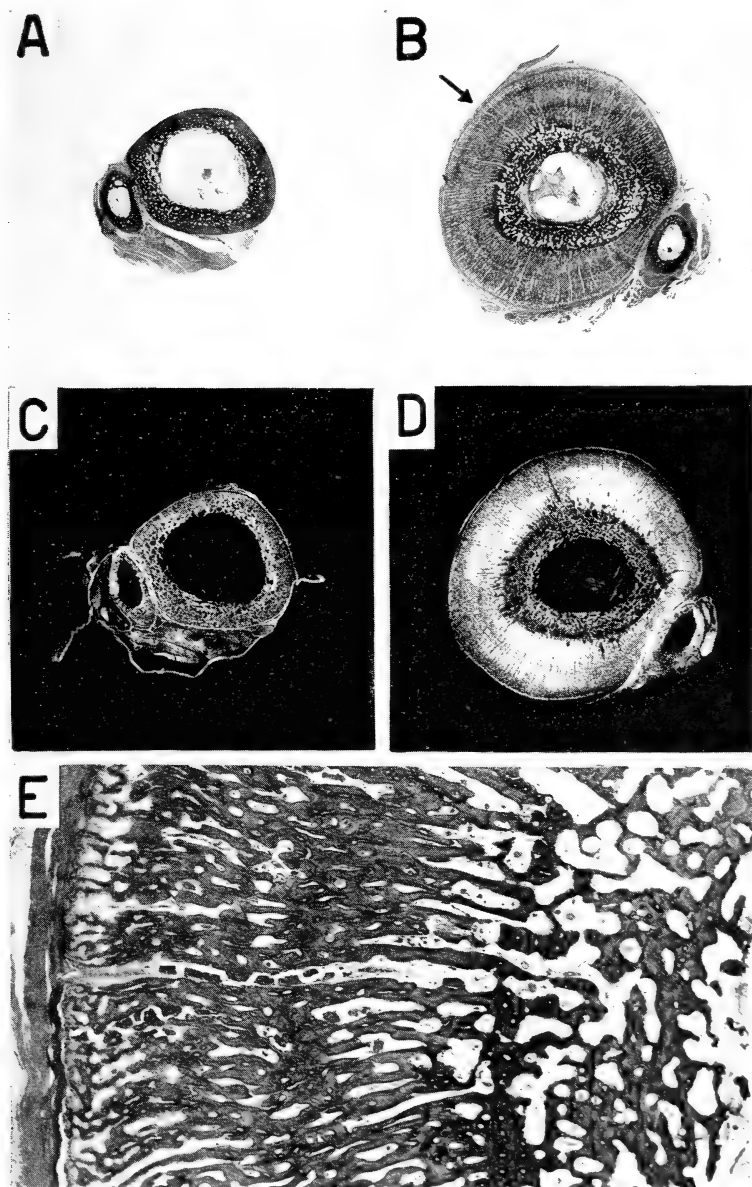


Fig. 3

constituée par un os spongieux, richement vascularisé, mais sans systèmes de Havers.

A cette hauteur de la diaphyse, la cavité médullaire est remplie d'une moelle adipeuse au centre et mixte à la périphérie.

L'épaisse corticale du tibia gauche se compose de deux couches concentriques distinctes (fig. 3 B, D et E).

La couche interne représente la corticale primitive, dont elle a conservé toutes les dimensions; ses diamètres, son épaisseur sont les mêmes que ceux du tibia droit. Sa structure histologique, par contre, a été fortement remaniée. Dans la zone superficielle, la plupart des systèmes de Havers ont disparu et sont remplacés par des espaces vasculaires si larges que la zone interne, constituée d'os spongieux, est relativement plus compacte que la zone superficielle.

La couche externe néoformée est constituée d'innombrables ostéophytes radiaires, hauts de 3 à 5 mm., qui s'insèrent à la surface de la corticale primitive, sur l'ancien emplacement du périoste.

Tous les espaces vasculaires de la corticale primitive et de la couche ostéophyttaire contiennent une moelle fibrillaire et de larges vaisseaux sanguins, gorgés d'hématies; plusieurs artérioles traversent la couche ostéophyttaire de part en part.

Le péroné gauche n'est pas modifié, son aspect est identique à celui du péroné droit témoin.

L'examen, à un plus fort grossissement, de cette même coupe transversale du tibia gauche permet de constater d'importantes transformations histologiques dans la cavité médullaire. La plus grande partie de la moelle est nécrosée. Seuls les noyaux des nombreux polynucléaires, les silhouettes des cellules adipeuses et les parois artérielles se détachent avec netteté; toutes les autres structures sont floues, pâles, à peine reconnaissables.

A ce niveau de la diaphyse, l'artère nourricière a déjà pénétré dans la cavité médullaire. Large de 650 μ , elle est oblitérée par un thrombus en organisation, composé de fibrine, d'amas anhistes calcifiés, intensément colorés par l'hématoxyline, de fibrocytes, de quelques fibrilles argyrophiles, mais dépourvu d'éléments figurés du sang (fig. 4 B). Ce thrombus est traversé par plusieurs capillaires d'environ 20 μ de diamètre et par un vaisseau beaucoup plus large, de 200 μ , dont la paroi est constituée d'un endothélium et de quelques cellules fusiformes. Tous ces vaisseaux, qui ont recanalisé le thrombus, sont remplis d'hématies et de quelques globules blancs,

bien colorés et morphologiquement intacts. La thrombose de l'artère nourricière est très étendue; déjà présente dans le canal nourricier (fig. 4 A), elle s'étend jusqu'aux branches principales de l'artère, où son organisation est moins avancée. A plusieurs niveaux, le thrombus est recanalisé.

Nulle part, on ne retrouve une trace reconnaissable du sinus veineux central; la nappe de liquide qui occupe une partie de la cavité médullaire n'a pas de paroi et provient peut-être de la lyse nécrotique de la moelle osseuse.

Au voisinage de l'artère nourricière et à la périphérie de la cavité médullaire, dans une zone en forme de croissant, la moelle osseuse est fibreuse. Composée de fibrocytes, de fibrilles argyrophiles et de fibres hyalines, elle se colore en bleu avec le trichrome de Mallory et prend la fuchsine dans la coloration de van Gieson; elle est parcourue par de jeunes vaisseaux sanguins, remplis d'hématies intactes.

Tout autour du tibia gauche, la coupe contient plusieurs artères, dont les plus larges ont un calibre de 700 μ ; leur structure pariétale est normale et leur lumière exempte de tout thrombus.

Le tissu osseux proprement dit est aussi le siège de transformations importantes. Dans les deux tiers internes de l'ancienne corticale, on observe tous les signes de la nécrose osseuse. Le centre de chaque trabécule est formé d'un os pâle, sans lamellation ni structure reconnaissables, avec des ostéoplastes agrandis et déshabités. Dans le tiers externe, il n'y a pas de nécrose massive, mais la présence de quelques ostéoplastes élargis, les uns vides, les autres contenant un ostéocyte ratatiné et appliqué contre la paroi, atteste la souffrance de l'os; ce sont là, en effet, les critères de l'oncose, décrite par RECKLINGHAUSEN (1910).

Ces territoires de souffrance et de nécrose osseuses sont limités par des lignes de suture festonnées, à convexités dirigées vers le centre du trabécule. Ce sont les lignes d'érosion de VON EBNER, qui se forment à la surface de l'os, quand cesse la résorption ostéoclasique. Plus tard, quand l'ostéogénèse a repris, elles établissent une démarcation entre l'os ancien — ici nécrosé — et l'os néoformé.

L'apposition osseuse est beaucoup plus active dans la partie interne de l'ancienne corticale, où la nécrose était complète, que dans la partie externe, dont les espaces vasculaires demeurent, pour cette raison, fortement élargis. Cette ostéogénèse s'étend bien

au delà des limites de la corticale primitive, en formant une couche dense de grands ostéophytes périostés et quelques petits foyers d'ostéophytes internes, dans la fibrose périmédullaire.

Les ostéophytes périostés sont constitués d'un os métaplasique, sur lequel commence à s'apposer des lamelles osseuses, parallèles aux espaces médullaires radiaires. Dans la corticale, la qualité de l'os néoformé est moins facile à définir; la trame osseuse formée de fibres conjonctives entrelacées, l'abondance et la grande taille des ostéocytes apparentent ce tissu à un os métaplasique, mais son mode de production par des ostéoblastes disposés en rangées et son type d'apposition en lames successives le rapprochent d'un os lamellaire (fig. 4 C et D). En fait, il doit s'agir probablement d'une ossification perturbée, pathologique, qui a ses caractères propres.

FIG. 4.

A: artère nourricière du tibia gauche dans son canal nourricier. Col.: van Gieson-élastine. Grossissement: 120 \times . L'artère, oblitérée par un thrombus en pleine organisation, est recanalisée par deux jeunes artérioles contenant des hématies intactes.

B: artère nourricière du tibia gauche, dans la cavité médullaire. Col.: hématoxyline-éosine. Grossissement: 65 \times .

Le thrombus qui obstrue l'artère est entièrement organisé et calcifié par endroits. Il est recanalisé par un vaisseau de 200 μ de diamètre, dont il est encore impossible de déterminer la nature, artérielle ou veineuse.

C: corticale du tibia gauche. Col.: hématoxyline-éosine. Grossissement: 110 \times .

Trabécule osseux, proche de la cavité médullaire, dont le centre est constitué par un os nécrosé à ostéoplastes vides et la partie superficielle par l'os néoformé. Observer la ligne d'érosion qui établit la limite entre les deux tissus osseux différents.

D: corticale du tibia gauche. Col.: imprégnation argentique selon Urechia-Nagy. Grossissement: 110 \times .

Même endroit qu'en C. Noter la nette différence de structure entre l'os lamellaire nécrosé, au centre du trabécule, et l'os fraîchement apposé en surface. L'os néoformé possède une trame grossière, faite de fibres conjonctives entrelacées.

E: coupe frontale de la métaphyse inférieure du tibia gauche. Col.: hématoxyline-éosine. Grossissement: 15 \times .

Détail du sommet de l'infactus (voir fig. 5 D).

A droite: l'infactus avec des trabécules pâles, étroits, et une moelle, sans aucune structure reconnaissable. A cet endroit, la nécrose est totale.

Au centre: le tissu de granulation qui entoure l'infactus. Il contient de nombreuses cellules, des capillaires néoformés, mais pas de trabécules.

A gauche: trabécules osseux, nécrosés en leur centre, et moelle fibrillaire, richement vascularisée.

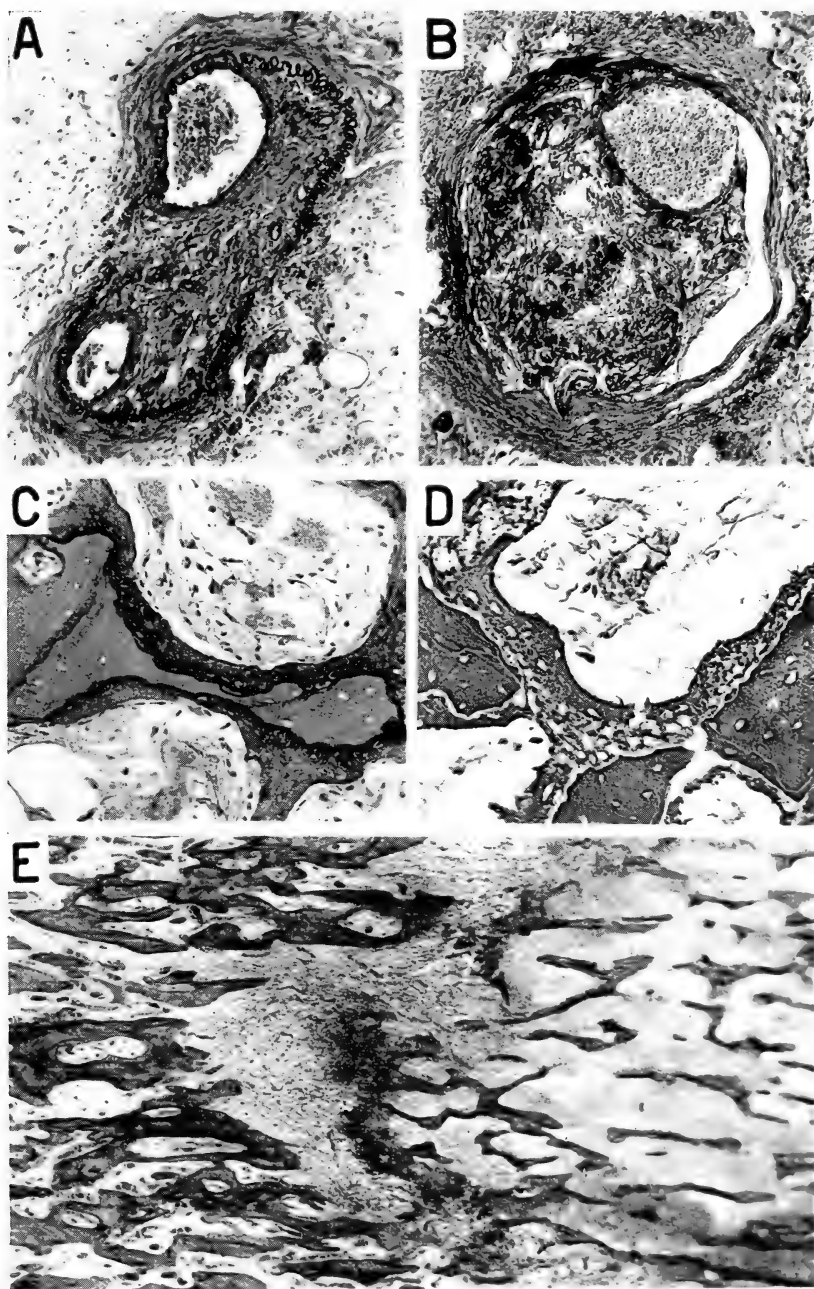


Fig. 4

En résumé, l'examen des coupes transversales de la diaphyse tibiale gauche permet d'établir les faits suivants:

1. L'artère nourricière est oblitérée par un thrombus en organisation, partiellement recanalisé, dont l'extension continue dans les branches artérielles périphériques.
2. La moelle osseuse est nécrosée au centre de la cavité médullaire et fibreuse à la périphérie.
3. Les deux tiers internes de la corticale primitive sont nécrosés, le tiers externe souffre d'oncose. L'os lésé a été partiellement résorbé, comme le prouve la spongieuse de la corticale et la présence de lignes d'érosion.
4. L'apposition osseuse a repris à la surface des trabécules osseux nécrosés. L'importante hypertrophie du tibia gauche est due à une ostéophytose périostée massive.
5. La couche ostéophyttaire et la corticale sont traversées par de nombreux vaisseaux sanguins, qui atteignent la périphérie de la cavité médullaire. La moelle de ces espaces vasculaires est de type fibrillaire.
6. Aucun des vaisseaux situés autour du tibia n'est thrombosé. Les épiphyses tibiales et le péroné gauches ne sont pas modifiés.

b) *Coupes longitudinales des métaphyses tibiales.*

Comparons, sur des coupes frontales, les *métaphyses inférieures* des deux tibias.

Dans le *tibia droit normal*, un cartilage de conjugaison, large d'un demi-millimètre, sépare l'épiphyse de la métaphyse, où l'ossification enchondrale est active (fig. 5 C). La moelle mixte de ce territoire est irriguée par de nombreux capillaires artériels et par des sinus veineux dilatés. La corticale métaphysaire est en plein remaniement; la résorption ostéoclasique prédomine sur l'apposition.

Dans le *tibia gauche*, le *cartilage conjugal* attire notre attention par l'extraordinaire hyperplasie de ses deux tiers médians, dont la hauteur atteint 6 mm., soit plus de dix fois celle du cartilage correspondant de l'os sain; latéralement, son épaisseur demeure inchangée (fig. 5 D).

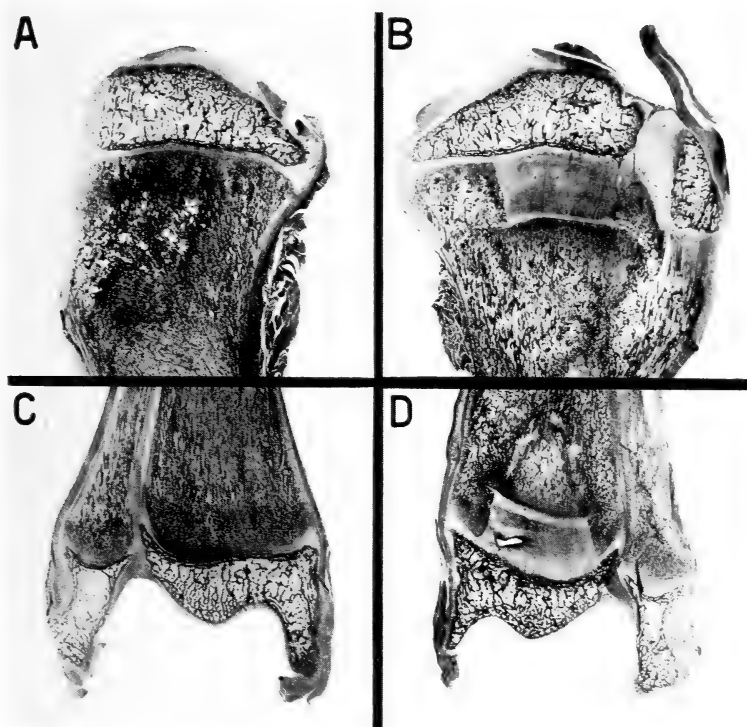


FIG. 5.

En A, B, C et D: Col.: hématoxyline-éosine. Grossissement: $1.5 \times$.

A: coupe sagittale de la métaphyse supérieure du tibia droit témoin.

Le cartilage de conjugaison se réduit à une lame étroite, d'épaisseur uniforme.

B: coupe sagittale de la métaphyse supérieure du tibia gauche.

Le cartilage conjugal est fortement hyperplasié dans sa portion moyenne; sur sa face métaphysaire, est appliqué un infarctus.

C: coupe frontale de la métaphyse inférieure du tibia droit témoin.

D: coupe frontale de la métaphyse inférieure du tibia gauche.

Le cartilage de conjugaison hyperplasié se prolonge par un infarctus cunéiforme entouré, à sa périphérie, d'une bande de tissu de granulation, dépourvu de trabécules osseux. Noter, dans le cartilage hyperplasié, les inégalités de coloration, la présence de raies transversales et d'un foyer de nécrose, limité et isolé.

La structure de ce cartilage colonnaire hyperplasique n'est pas normale. En plusieurs endroits, les fibres conjonctives de la substance fondamentale sont démasquées, ailleurs il existe de véritables fissures longitudinales. Enfin, l'affinité inégale de ce cartilage pour l'hématoxyline — expression probable d'une différence de qualité — explique la présence de raies transversales différemment colorées. Ce cartilage est composé, pour sa plus grande part, de chondrocytes volumineux et tuméfiés, semblables à ceux qui, dans un cartilage de conjugaison normal, sont sur le point d'être détruits par l'ossification enchondrale.

Dans la métaphyse, un territoire triangulaire de 10 mm. de côté, reposant par sa base sur le cartilage hyperplasié, est le siège d'une nécrose tissulaire complète: les trabécules osseux, étroits et difficilement colorables, sont entièrement déshabités; les cellules de la moelle sont à peine reconnaissables; seuls les noyaux des leucocytes rassemblés à la périphérie se distinguent nettement (fig. 5 D et 4 E). Devant une telle image histologique, aucun doute n'est possible; il s'agit d'un infarctus ischémique cunéiforme de la métaphyse, dont la limite inférieure s'établit exactement sur la ligne d'ossification enchondrale. Malgré des signes de souffrance, le cartilage conjugal n'est pas nécrosé.

Sur ses deux autres côtés, l'infarctus est entouré d'une bande de tissu, large de 1 ou 2 mm., dépourvue de tout trabécule osseux (fig. 4 E). Examinée à un plus fort grossissement, cette zone de transition se révèle être composée de plusieurs couches tissulaires distinctes, que nous décrirons en partant du centre de la métaphyse.

Dans l'infarctus même, la nécrose tissulaire est complète; ce n'est qu'à sa périphérie que l'on observe, à côté d'amas d'hémosidérine, les premières cellules intactes: des leucocytes et des ostéoclastes.

La zone sans trabécules osseux, qui entoure l'infarctus, est constituée par un tissu de granulation contenant des fibrocytes en abondance, des lipophages, des leucocytes et de nombreux capillaires sanguins néoformés; ces derniers sont tous dirigés vers l'infarctus.

En dehors de cette zone, en particulier près du sommet de l'infarctus, la moelle est fibreuse; elle se compose de fibres grossières, entremêlées, qui se colorent en rouge dans la coloration de van Gieson, en bleu, et par endroits en rouge, dans celle de Mallory. Partout ailleurs dans la métaphyse, elle est finement fibrillaire.

Qu'elle appartienne à l'un ou à l'autre de ces deux types histologiques, la moelle est toujours abondamment vascularisée. Dans ce territoire, l'apposition osseuse a repris à la surface des trabécules nécrosés. C'est grâce à elle que les trabécules osseux de ce territoire sont beaucoup plus larges que ceux situés dans l'infarctus. Quant à l'os néoformé, il présente les mêmes caractères que ceux que nous avons décrits pour la diaphyse.

De chaque côté de l'infarctus, l'ossification enchondrale métaphysaire se poursuit activement, comme le prouve l'étroitesse du cartilage conjugal à cet endroit. Cette ossification entame les côtés du cartilage hyperplasié et produit des travées osseuses dirigées vers le centre de ce cartilage et obliques par rapport au grand axe de la diaphyse. Résorbé latéralement, le cartilage hyperplasié demeure plus large à son extrémité métaphysaire, où il se prolonge de chaque côté par une languette cartilagineuse de 1 à 3 mm. La présence de ces vestiges du cartilage de conjugaison initial permet de déterminer quelle était la largeur de l'infarctus au moment où s'est établi le trouble circulatoire et avant que débute l'organisation réparatrice.

Dans la *métaphyse supérieure du tibia gauche*, il existe aussi un infarctus triangulaire, haut de 6 mm., large de 14 mm., appliqué par sa base contre le cartilage de conjugaison (fig. 5 B). Sur toute l'étendue de son contact avec l'infarctus, ce cartilage est fortement hyperplasié et mesure 6 mm. d'épaisseur. Au niveau de sa surface métaphysaire, il se prolonge de chaque côté par une étroite lame cartilagineuse, de 3 à 7 mm. de longueur, qui situe la position de la ligne d'ossification au moment où s'est constitué l'infarctus. En avant, cette expansion cartilagineuse s'infléchit vers le bas et dessine une courbe parallèle à la ligne d'ossification actuelle.

Les modifications structurelles du cartilage hyperplasié sont les mêmes que celles que nous avons décrites dans le cartilage conjugal inférieur. Quant à l'infarctus, ses trabécules osseux sont tous nécrosés et déshabités et seule la moelle osseuse se trouve dans un état différent de celui que nous avons observé dans la métaphyse inférieure. En effet, la plupart des espaces médullaires sont comblés par un tissu fibreux dense, dont les fibres grossières, souvent groupées en faisceaux, sont fuchsinophiles dans la coloration de van Gieson et se colorent pour la plupart en bleu, mais quelques-unes en rouge orangé, dans celle de Mallory. Ce tissu fibreux

renferme d'innombrables fibrocytes, serrés les uns contre les autres, et beaucoup d'ostéoclastes, qui ont résorbé ou qui résorbent encore les trabécules nécrosés; il est le siège de plusieurs hémorragies. Une plaque fibreuse, dépourvue de tout tissu osseux, occupe le sommet de l'infarctus. Les vaisseaux sanguins, rares au centre de l'infarctus, abondent à sa périphérie, où les larges sinus veineux sont beaucoup plus nombreux que les capillaires artériels; tous sont remplis d'hématies bien colorées et apparemment intactes.

En dehors de ce territoire triangulaire, la moelle osseuse est partout fibrillaire et contient de nombreux capillaires néoformés.

Toujours au niveau des métaphyses, la corticale a subi les mêmes transformations que dans la diaphyse: apposition osseuse à la surface des trabécules nécrosés de la corticale et ostéophytose radiaire sous le périoste. Ce dernier, d'ailleurs, est plus épais et d'une texture plus lâche dans le tibia gauche que dans le droit; il contient aussi davantage de jeunes vaisseaux. Sur toutes les faces du tibia gauche, on trouve, accolées au périoste, des artères extra-osseuses indemnes de toute thrombose, dont les plus larges atteignent un diamètre de 850 μ .

Enfin, insistons encore sur l'intégrité des deux épiphyses du tibia gauche, que rien ne distingue de celles du tibia droit, si ce n'est des vaisseaux sanguins plus nombreux au voisinage de la face épiphysaire du cartilage conjugal.

En résumé, dans le tibia gauche, chacune des deux métaphyses est le siège d'un infarctus ischémique cunéiforme, dont la base repose sur le cartilage de conjugaison.

L'infarctus inférieur est en pleine nécrose; son organisation cependant a débuté à la périphérie.

Dans l'infarctus supérieur, où tous les trabécules osseux sont nécrosés, la plus grande partie de la moelle est déjà fibreuse.

Tout autour de ces infarctus existe une importante vascularisation sanguine, dans laquelle abondent les capillaires néoformés.

Enfin, la portion de chaque cartilage conjugal, contiguë à l'infarctus, est fortement hyperplasiée et présente des modifications de sa structure histologique.

DISCUSSION.

Les transformations subies par le tibia gauche de ce jeune chien sont de deux ordres; les unes se caractérisent par la souffrance ou

la mort cellulaire — nécrose de la moelle osseuse et de la corticale, infarctus métaphysaire —, les autres par une prolifération tissulaire intense — ostéophytose périostée, hyperplasie du cartilage conjugal.

En présence d'une thrombose de l'artère nourricière et de ses branches principales, l'origine ischémique des nécroses ne fait aucun doute; d'autant plus que toutes les lésions nécrotiques sont situées dans le territoire vasculaire de cette artère, qui dans un os sain irrigue la cavité médullaire, les métaphyses et le tiers interne de la corticale. Les épiphyses de ce tibia ont été épargnées, comme du reste tous les autres os de la patte postérieure gauche, du fémur à la dernière phalange.

Expérimentalement, jamais la ligature de l'artère nourricière d'un os long ne produit des lésions aussi étendues, ni du même type que celles que nous venons de décrire. La brusque interruption de l'apport sanguin de cette artère entraîne une nécrose de la moelle osseuse dans la cavité médullaire et une souffrance cellulaire dans la corticale interne, mais en quelques jours une circulation vicariante s'établit à partir des territoires vasculaires voisins et rend possible une restitution complète de la moelle, sans fibrose, ni cicatrice (BERGMANN 1927; HUGGINS et WIEGE 1939).

Même chez l'animal en croissance, où les possibilités de suppléance vasculaire sont réduites par la présence des cartilages de conjugaison, la ligature de l'artère nourricière ne produit pas de lésions plus étendues. Par ce procédé, HUGGINS et WIEGE (1939), BRAGDON, FOSTER et KELLY (1949), DE MARNEFFE (1951) n'ont obtenu dans le fémur de jeunes lapins, qu'une nécrose, sans fibrose, de la moelle et des lésions discrètes de la corticale osseuse. La destruction de toute l'irrigation endostale par le curetage de la cavité médullaire ne provoque une souffrance des ostéocytes que dans la moitié interne de la corticale (DE MARNEFFE 1951).

Toujours dans le fémur de jeunes lapins, FOSTER, KELLY et WATTS (1951) sont parvenus à produire des lésions ischémiques étendues qui ressemblent beaucoup à celles que nous avons observées chez le chien 123: nécrose de la moelle osseuse, infarctus métaphysaires, nécrose de la corticale avec ostéophytose secondaire. Mais pour provoquer de telles lésions, ces auteurs ont dû associer à la section de l'artère nourricière une décortication complète du

périoste de la diaphyse fémorale, opération qui revient en fait à supprimer toute l'irrigation sanguine de la diaphyse, car la décoration doit détruire avec les artérioles périostées la plupart des artères métaphysaires.

Devant la netteté de ces résultats expérimentaux, il est évident que la thrombose de l'artère nourricière n'a pas pu, à elle seule, causer toutes les lésions du tibia gauche et qu'une autre perturbation hémodynamique a dû aggraver l'ischémie. Quel est ce facteur adjuvant ? Les artères métaphysaires sont indemnes et c'est justement leur intégrité qui a permis la poursuite de l'ossification enchondrale sur les côtés de l'infarctus et la résorption latérale des cartillages conjugués hyperplasiés. Les artérioles périostées sont perméables et même dilatées, comme toutes les artères qui entourent le tibia gauche. Quant à la fistule artério-veineuse fémorale, demeurée ouverte quelques heures, elle ne semble pas pouvoir être mise en cause. En revanche, l'étranglement de l'artère fémorale au niveau de la cicatrice opératoire — sténose partielle due aux sutures vasculaires et à la présence d'un thrombus pariétal, appliqué sur l'orifice de la fistule — a peut-être créé une ischémie relative, insuffisante en soi pour produire des lésions, mais susceptible d'aggraver les conséquences fonctionnelles de l'oblitération de l'artère nourricière du tibia.

Cette hypothèse aurait l'avantage d'expliquer aussi bien l'exceptionnelle gravité des modifications de la diaphyse tibiale que l'intégrité des épiphyses et de tous les autres os de la patte postérieure gauche. Elle ne pourra cependant être retenue qu'après la démonstration expérimentale de l'aggravation et de l'extension, par la ligature de l'artère fémorale, des lésions ischémiques d'un tibia dues à la section de l'artère nourricière.

La présence dans chaque métaphyse d'un infarctus cunéiforme, d'aspect identique à celui d'un infarctus du rein, de la rate ou du poumon, démontre l'importance de l'apport sanguin de l'artère nourricière pour la partie centrale de la métaphyse et, par conséquent, pour l'ossification enchondrale. Elle constitue, par ailleurs, un excellent argument en faveur de l'existence d'artérioles fonctionnellement terminales, dont plusieurs auteurs ont soupçonné la présence dans les métaphyses, mais sans parvenir toutefois à en apporter une preuve formelle (LANGER 1875; PHEMISTER 1940 et 1950; KAHLSTROM et PHEMISTER 1946).

L'hyperplasie des cartilages de conjugaison, dans leur partie contiguë à l'infarctus est plus apparente que réelle. Dès le moment où se constitue l'infarctus métaphysaire, l'ossification enchondrale est interrompue par la nécrose des bourgeons conjonctivo-vasculaires. Le cartilage conjugal, dont la nutrition est assurée exclusivement par les vaisseaux sanguins épiphysaires, continue à proliférer comme auparavant, mais n'étant plus détruit sur sa face métaphysaire, il s'allonge au rythme de la croissance (SEVER 1933; KISTLER 1934; FOSTER, KELLY et WATTS 1951). Les mensurations faites sur les radiographies montrent que la hauteur des deux cartilages conjugués hyperplasiés (12 mm.) correspond à l'allongement du tibia gauche pendant les 25 jours de la survie post-opératoire.

La hauteur égale des deux cartilages de conjugaison hyperplasiés nous prouve que les deux infarctus métaphysaires ont le même âge et cependant l'état de leur moelle est fortement différent. Celle de l'infarctus inférieur est entièrement nécrosée et son organisation ne se fait qu'à la périphérie; celle de l'infarctus supérieur est déjà fibrosée dans sa plus grande part, avec une structure identique au centre et à la périphérie. Dans ce dernier cas, il ne semble donc pas s'agir d'une organisation marginale particulièrement avancée, mais bien plutôt d'une fibrose née sur place à partir d'éléments conjonctifs épargnés par la nécrose, dans un infarctus incomplet.

L'ostéophytose périostée de ce tibia frappe par son ampleur exceptionnelle. On s'étonne, au premier abord, qu'une ostéogénèse aussi active puisse se produire à la surface d'un os en grande partie nécrosé. Mais en fait, les ostéophytes apparaissent toujours sur des os lésés: dans un cas par un agent chimique (application de nitrate d'argent sur une corticale osseuse), dans un autre par une infection (ostéomyélite), dans un troisième par l'ischémie (décollement du périoste). Dans tous ces exemples, la souffrance ou la nécrose de l'os déclenche une hyperémie réactionnelle, qui semble bien constituer un facteur indispensable à la genèse d'une ostéophytose.

Dans le cas qui nous occupe, la nécrose ischémique de la moelle, des métaphyses et de la corticale a provoqué le développement d'une importante circulation collatérale, à partir du réseau vasculaire périosté et des artères métaphysaires. Tout autour du tibia et dans le périoste, les artères sont nombreuses et dilatées; la cavité

médullaire est reliée au périoste par des artérioles qui cheminent entre les ostéophytes et traversent la corticale spongiosée; l'artère nourricière est recanalisée à plusieurs niveaux; dans le tissu de granulation, enfin, la prolifération capillaire est intense. Cette vascularisation nouvelle a probablement rendu possible l'organisation de la moelle nécrosée et la résorption partielle de l'os mort, à la périphérie des infarctus et dans la corticale; elle a dû aussi favoriser l'apposition osseuse et la formation des ostéophytes.

En conclusion, l'importance inhabituelle des modifications de ce tibia — grande extension de la nécrose; présence d'infarctus métaphysaires de même âge, mais d'évolution différente; apparition d'une fibrose de la moelle, sans fonte tissulaire préalable; intensité exceptionnelle de l'ostéophytose périostée — illustrent bien la complexité des lésions ischémiques de l'os. L'origine et l'évolution de ces transformations posent, d'ailleurs, plusieurs problèmes que nous n'avons pas pu résoudre: la responsabilité exacte de la thrombose de l'artère nourricière; le rôle éventuel d'un facteur adjuvant; la possibilité, enfin, d'une évolution par poussées successives, hypothèse qui nous est suggérée par la présence, dans les cartilages de conjugaison et dans les ostéophytes, de couches distinctes, parallèles à la ligne d'apposition.

RÉSUMÉ.

Etude radiologique et histologique d'une nécrose de la diaphyse tibiale, avec infarctus métaphysaires et ostéophytose périostée, survenue chez un jeune chien à la suite d'une intervention chirurgicale sur l'artère fémorale correspondante.

La thrombose de l'artère nourricière du tibia ne semble pas pouvoir à elle seule expliquer l'étendue des lésions et le rôle éventuel d'un facteur adjuvant doit être envisagé.

La présence d'un infarctus cunéiforme dans chaque métaphyse constitue un argument de poids en faveur de l'existence d'artérioles fonctionnellement terminales dans ce territoire.

Enfin, l'hyperplasie des cartilages de conjugaison dans leur partie contiguë à l'infarctus apporte une nouvelle preuve de la nutrition par les artères épiphysaires de ces cartilages.

ZUSAMMENFASSUNG.

Radiologische und histologische Untersuchung einer Diaphysennekrose der Tibia mit Infarkten in den Metaphysen und periostaler Osteophytose, die bei einem jungen Hund im Anschluss an einen chirurgischen Eingriff an der entsprechenden Art. femoralis beobachtet wurden.

Die Thrombose der Art. nutricia tibiae allein scheint für diese ausgedehnten Läsionen keine ausreichende Erklärung zu sein, sodass die Rolle eines zusätzlichen Faktors in Erwägung gezogen werden muss.

Die keilförmigen Infarkte in den beiden Metaphysen bilden ein wichtiges Argument dafür, dass die Arteriolen dieses Gebietes funktionell als Endarterien zu betrachten sind.

Endlich stellt die Knorpelhyperplasie der Epiphysenfugen in den an den Infarkt angrenzenden Gebieten einen neuen Beweis für die Annahme dar, dass dieser Knorpel durch die epiphysären Arterien ernährt wird.

SUMMARY.

Radiological and histological study of necrosis of the tibial diaphysis with metaphyseal infarct and periosteal osteophytosis on a young dog; posterior to surgical intervention on the corresponding femoral artery.

By itself, thrombosis of the tibial nutritive artery does not seem able to explain the extension of lesions. The part played by an adjunctive factor should be considered.

The wedge-shaped infarct in each one of the metaphysis empowers the argument for the existence of terminal arterioles in this territory.

Hyperplasia of epiphyseal cartilage, contiguous to the infarct established another proof for the nutrition of those cartilages by epiphyseal arteries.

BIBLIOGRAPHIE

- AXHAUSEN, G. 1928. *Über anämische Infarkte am Knochensystem und ihre Bedeutung für die Lehre von den primären Epiphysenekrosen.* Arch. f. klin. Chir. 151: 72-98.

- BASSOE, P. 1911. *J. Nerv. a. Ment. Dis.* 38: 368.
- 1913. *The late manifestations of compressed-air disease.* *Am. J. M. Sc.* 145: 526-542.
- BERGMANN, E. 1927. *Theoretisches, klinisches und experimentelles zur Frage der aseptischen Knochennekrosen.* *Deutsche Zschr. f. Chir.* 206: 12-87.
- BORNSTEIN, A. 1910. *Versuche über die Prophylaxie der Pressluftkrankheit.* *Berl. klin. Wchschr.* 47: 1272-1275.
- BRAGDON, J. H., Lee FOSTER and M. C. SOSMANN. 1949. *Experimental infarction of bone and marrow.* *Am. J. Path.* 25: 709-723.
- COLEY, B. L. and M. MOORE. 1940. *Caisson disease with special reference to the bones and joints. Report of two cases.* *Ann. Surg.* 111: 1065-1075.
- FISCHLER F. und R. SCHROEDER. 1909. *Eine einfachere Ausführung der Eck'schen Fistel.* *Arch. f. exper. Path. u. Pharmakol.* 61: 428-433.
- FOSTER, L. N., R. P. KELLY and W. M. WATTS. 1951. *Experimental infarctions of bone and bone marrow. Sequelae of severance of the nutrient artery and stripping of périostum.* *J. Bone and Joint Surg.* 33 A: 396-406.
- HATCHER, C. H. 1940. Cité par PHEMISTER, D. B. In *Arch. Surg.* 41: 1454-1482.
- HUGGINS, Ch. and E. WIEGE. 1939. *The effect on the bone marrow of disruption of the nutrient artery and vein.* *Ann. Surg.* 110: 940-947.
- JAFFE, H. L. and M. M. POMERANZ. 1934. *Changes in the bones and extremities amputated because of arterio-vascular disease.* *Arch. Surg.* 29: 566-588.
- KAHLSTROM, S. C., C. C. BURTON and D. B. PHEMISTER. 1939a. *Aseptic necrosis of bone. I. Infarctions of bones in caisson disease resulting in encapsulated and calcified areas in diaphyses and in arthritis deformans.* *Surg., Gynec. a. Obst.* 68: 129-146.
- C. C. BURTON and D. B. PHEMISTER. 1939b. *Aseptic necrosis of bone. II. Infarctions of bones of undetermined etiology resulting in encapsulated and calcified areas in diaphysis and in arthritis deformans.* *Surg., gynec. a. Obst.* 68: 631-641.
- and D. B. PHEMISTER. 1946. *Bone infarct. Case report with autopsy findings.* *Am. J. Path.* 22: 947-963.
- KISTLER, G. H. 1934. *Sequences of experimental infarction of the femur in rabbits.* *Arch. Surg.* 29: 589-611.
- 1936. *Effects of circulation disturbances on the structure and healing of bone. Injuries of the head of the femur in young rabbits.* *Arch. Surg.* 33: 225-247.

- LANGER, K. 1875. *Über das Gefäßsystem der Röhrenknochen mit Beiträgen zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Knochengewebes*. K. Gerold's Sohn. Wien.
- MARNEFFE, R. de. 1951. *Recherches morphologiques et expérimentales sur la vascularisation osseuse*. Acta medica belgica. Bruxelles.
- 1951. *Les vaisseaux de l'os*. J. de Physiol. 43: 394-399.
- 1952. *A propos de la vascularisation des os longs*. Rev. de chir. orthop. 38: 64-69.
- PHEMISTER, D. B. 1940. *Changes in bones and joints resulting from interruption of circulation. I. General considerations and changes resulting from injuries*. Arch. Surg. 41: 436-472.
- 1940. *Changes in bones and joints resulting from interruption of circulation. II. Non-traumatic lesions in adult with bone infarction; arthritis deformans*. Arch. Surg. 41: 1455-1482.
- 1950. *Infarctus unique ou multiple des os chez l'adulte, résultat d'une obstruction vasculaire aseptique*. Presse méd. 58: 1430-1433.
- RECKLINGHAUSEN, F. von. 1910. *Über Rachitis un Osteomalacie*. Iena.
- RUTISHAUSER, E. 1949. *Infarctus chronique kystique et péroné*. Rev. méd. Suisse rom. 49: 697-711.
- Ch ROUILLER et R. VEYRAT. 1954. *La vascularisation de l'os: état actuel de nos connaissances*. Arch. Putti. 5: 9-40.
- SCHINZ, H. R., W. E. BAENSCH, E. FRIEDL and E. UEHLINGER. 1951. *Bone infarction, in Roentgen diagnostic*. W. Heinemann, London.
- SEVER. 1933. *Changes in Epiphysis secondary to infection*. New England J. Med. 209: 62-66.
- TAYLOR, H. K. 1944. *Aseptic necrosis in adults; caisson workers and others*. Radiology. 42: 550-569.
- URECHIA, C. L. et J. NAGY. 1931. *Méthode rapide et sûre pour la coloration du tissu conjonctif*. C. R. soc. Biol. 106: 498-499.
-

N° 20. **Marko Zalokar.** — Sur la nature d'un modificateur de *Bar* dans la *Drosophile*.

Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte.

(Department of Microbiology, Yale University, New Haven, Connecticut, U.S.A.)

En hommage au professeur E. Guyénot à l'occasion de son 70^e anniversaire, avec l'expression de mon admiration et de ma gratitude pour la part qu'il a prise dans ma formation scientifique.

I. INTRODUCTION.

L'effet du gène *Bar*, qui est en réalité une duplication chromosomique (BRIDGES 1936), est de réduire le nombre d'ommatidies (facettes) dans l'œil composé de la *Drosophile*. Des facteurs externes, surtout la température, et le milieu génétique ont une influence sur le nombre d'ommatidies dans les yeux *Bar* (voir CHEVAIS 1943).

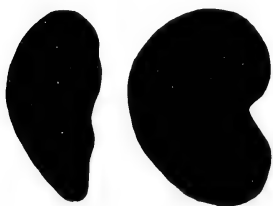


FIG. 1.

L'œil B/+ de *Genève* (à gauche) et de *Zurich* (à droite) dessiné à la chambre claire (même grossissement).

Le travail très intéressant de CHEVAIS montre qu'une substance extraite des pupes de *Calliphora* pouvait diminuer l'effet de *Bar* et reconstituer le nombre presque normal d'ommatidies. Cette substance agit soit par injection, soit par voie orale. Sa nature chimique n'est pas encore connue, mais le travail de KHOUVINE et collaborateurs (1943) indique la possibilité de l'existence d'un dérivé de l'imidazole.

En travaillant avec les souches *Bar* et *ClB* provenant de *Genève* et de *Zurich*, je me suis aperçu de la grande différence

dans la taille de l'œil des femelles hétérozygotes pour *Bar* (B +), selon le lieu d'origine. Les yeux avaient un aspect réniforme dans la race de *Zurich* et ils étaient considérablement plus petits, plutôt fusiformes, dans la race de *Genève* (fig. 1). Les croisements entre les deux races montrèrent qu'il devait s'agir d'un modificateur de *Bar* et dans le travail présent je montrerai quelques particularités de l'action de ce modificateur.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES.

La race de *Drosophila melanogaster*, dite de Genève (Ge) provenait des mouches récoltées dans une vinaigrerie près de Genève (Carouge) en 1921. Elle fut maintenue depuis lors dans le Laboratoire de Zoologie expérimentale à Genève. La souche *Bar*, cultivée dans ce même laboratoire, est originaire du stock de Morgan. La race dite de *Zurich* (Zu) provenait de la souche *ClB* de l'Institut de Zoologie à l'Université de Zurich; je ne connais pas son origine antérieure. J'ai introduit le caractère *Zurich* dans la souche *Bar* Ge en la croisant pendant cinq générations avec les mâles de *Zurich* et en sélectionnant les mouches pour la grandeur des yeux réniformes.

Je me servais pour toutes les cultures du milieu de culture mis au point par GUYÉNOT (1913): il consiste en coton imbibé d'une suspension de levure dans trois parts de vinaigre (de pommes) et stérilisé. Tous les élevages étaient faits à température constante de $25 \pm 1^{\circ}$ C.

Pour compter les facettes, les yeux sont disséqués, puis plongés dans la potasse à 10% bouillante pour quelques minutes. Ces yeux, alignés sur une lame de microscope et couverts d'une lamelle, sont lavés à l'eau, ensuite imbibés avec une solution concentrée de chlorure de zinc et finalement avec la solution de Lugol. Ce traitement colore les lentilles des ommatidies en violet foncé et les limites entre les facettes deviennent facilement visibles. Je compte les facettes soit directement sous le microscope, quand leur nombre est petit, soit en projetant l'image de l'œil sur un écran.

Préparation de l'extrait. Les mouches collectionnées dans l'alcool à 95% étaient broyées, centrifugées et extraites plusieurs fois par l'alcool. L'extrait a été concentré sous vide et les lipides séparés par addition d'éther et d'eau. La phase aqueuse est concentrée davantage, puis purifiée selon le procédé de BUTENANDT et collaborateurs (1946): la solution rendue alcaline est secouée avec du butanol et la phase au butanol est extraite avec de l'eau acidifiée qui se charge de la substance active.

Pour une séparation chromatographique de l'extrait, le liquide a été déposé le long d'une ligne en bas d'une feuille de papier à filtre (17×50 cm.) (Whatman n° 1) que l'on dessèche ensuite.

Dans le chromatogramme développé, les substances se séparent en bandes parallèles au lieu de taches. Les mouches et les larves ont été chromatographiées selon la méthode de HADORN et MITCHELL (1951). J'utilise les solvants suivants: butanol — acide acétique — eau 4: 1: 1 et isopropanol — ammoniacque à 1% 2: 1. La chromatographie a été faite par voie descendante. Plusieurs substances séparées montrent une fluorescence caractéristique en lumière ultra-violette. L'application de la réaction de Pauly (on asperge le papier avec la sulfanilamide diazotée et ensuite avec une solution de carbonate de soude) révèle différents dérivés phénoliques et ceux de l'imidazole.

III. EXPÉRIENCES.

Il est difficile de dire laquelle des deux races doit être appelée sauvage et laquelle contient des modificateurs. Puisque l'on considère l'œil *Bar* comme ayant un petit nombre de facettes, j'appellerai toute augmentation de ce nombre le résultat d'un modificateur, donc les gènes modificateurs sont présents dans la race de *Zurich*. Le tableau I nous donne le nombre moyen des facettes dans les deux races. L'effet du modificateur est plus prononcé dans les *Bar* hétérozygotes, moins dans les mâles et femelles homozygotes.

L'étude de l'hérédité des modificateurs a montré qu'il s'agissait d'un caractère quantitatif sous contrôle polygénique et donc non analysable par la méthode simple mendélienne. Toute analyse est compliquée par l'effet maternel (prédétermination) qui était mis en évidence dans les croisements réciproques entre les deux races (ZALOKAR 1954). Les femelles de *Zurich* soit *Bar*, soit sauvages, croisées avec les mâles sauvages ou *Bar* de *Genève* donnent la génération filiale (F_1) aux yeux considérablement plus grands que le croisement réciproque (tableau I). Cet effet est très prononcé dans les yeux réniformes, mais négligeable dans les yeux *Bar* homozygotes.

Les modificateurs se comportent dans les croisements indépendamment du gène *Bar*, ils ne sont donc pas liés au chromosome X. En absence de l'effet maternel, le nombre de facettes dans la F_1 se rapproche de celui de *Genève*, donc les modificateurs sont presque totalement récessifs. Des croisements de retour excluent clairement la possibilité de l'existence d'un seul gène car le type récessif

paternel apparaît dans une proportion bien inférieure à la ratio 1:1 théorique. Dans le cas de deux gènes indépendants, la proportion des hétérozygotes aux homozygotes serait dans le croisement de retour 3:1, et dans le cas de trois gènes, 7:1. En supposant que tous les hétérozygotes sont égaux à la F_1 , nous pouvons considérer

TABLEAU I.

Nombre moyen d'ommatidies dans différentes races de Drosophile et leur croisements.

Souche ou F_1 du croisement	Nombre d'ommatidies \pm erreur standard			
	N	♀♀	N	♂♂
Bar Ge	21	67,2 \pm 1,3	54	70,1 \pm 0,76
Bar Zu	32	117,6 \pm 2,8	54	117,3 \pm 2,4
B/+ Ge	20	205,1 \pm 4,4		
B/+ Zu	12	588,2 \pm 6,0		
B/B Ge \times B Zu .			63	78,6 \pm 0,70
B/B Zu \times B Ge .			106	86,7 \pm 0,88
B/B Ge \times + Zu .	40	208,0 \pm 4,3		
B/B Zu \times + Ge .	40	485,1 \pm 7,4		

comme homozygotes tous les yeux dont le nombre d'ommatidies tombe en dehors de la courbe de distribution de F_1 (fig. 2). Une moitié de la courbe de *Zurich* est en dehors de la courbe de F_1 , donc le nombre de types *Zurich* obtenu selon le raisonnement précédent doit être double pour donner le nombre réel des homozygotes. Nous arrivons au nombre 14, qui dans un lot de 110 mouches, donne une proportion d'hétérozygotes par rapport aux homozygotes de 6,8:1. Nous pouvons conclure que les modificateurs de *Bar* sont représentés par trois gènes ou par trois groupes de linkage indépendants, donc situés dans les trois autosomes. Chacun des gènes est capable, par lui-même, de donner naissance à des yeux plus petits; il s'agit donc de gènes polymères.

L'effet maternel de la race de *Zurich* indique qu'une substance élaborée par cette race est transmise par le cytoplasme de l'œuf. Cette substance peut agir alors sur la formation des ommatidies dans la larve en croissance. Il serait naturel de supposer que cette

substance est identique à la substance anti-Bar de CHEVAIS. Pour examiner cette possibilité, j'ai fait l'essai pour la substance anti-Bar dans les extraits de mouches de *Genève* et de *Zurich*. CHEVAIS

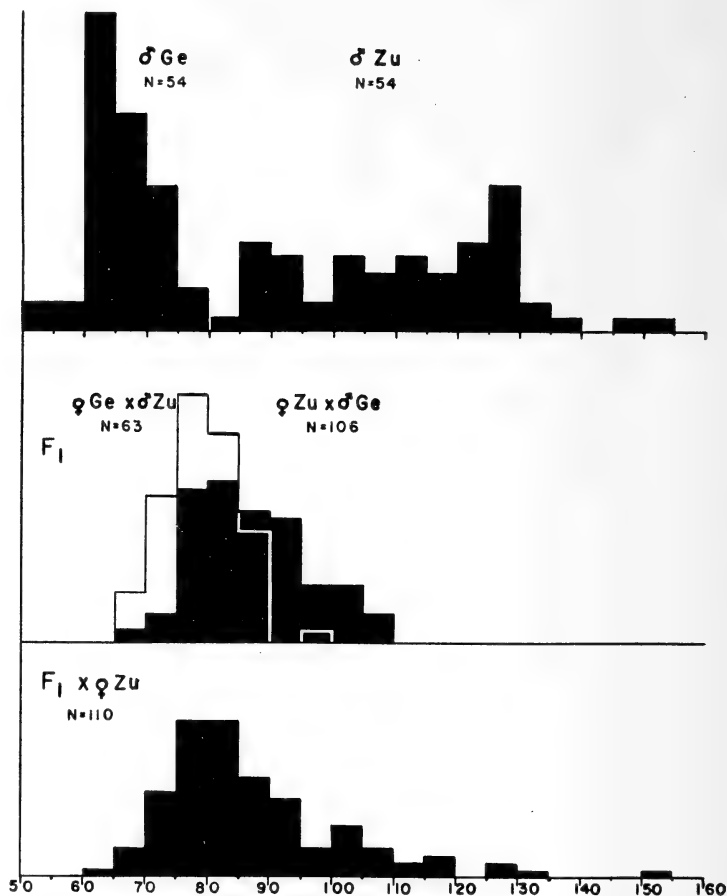


FIG. 2.

Courbes de variabilité du nombre de facettes (en %) dans les mâles des races de *Genève* et de *Zurich*, de la F_1 des croisements réciproques et des croisements de retour.

a montré que les yeux *Bar* hétérozygotes ont une sensibilité plus grande que les yeux des homozygotes pour de faibles concentrations de la substance. J'utilisais donc des larves provenant de femelles *CLB* de *Genève* pour l'essai. Pour assurer une action de la substance

pendant la période sensible qui tombe entre la 40^e et 60^e heure de la vie larvaire à 25° C, je place les larves âgées de 26 à 36 heures sur le milieu contenant l'extrait. Le milieu nutritif (0,2 ml. de levure mélangée avec de l'eau et stérilisée) est ajouté à une quantité mesurée de l'extrait, desséché au fond d'un tube, et le tout absorbé sur un peu de coton. Un jour après, j'ajoute davantage de milieu nutritif pour assurer une croissance normale des larves. Les essais sont faits avec 0,2, 1,0 et 2,5 ml. de l'extrait correspondant à 22, 110 et 275 mg. du poids sec des mouches (après extraction). Dans le cas d'une action anti-Bar positive il serait possible de distinguer, dans les mouches écloses, les yeux traités des yeux témoins sans mesurer leur taille ou compter les facettes. La réponse a été positive seulement dans les extraits les plus concentrés. Les mouches nourries avec l'extrait de *Genève* avaient des yeux égaux aux témoins, les mouches nourries avec l'extrait de *Zurich* avaient des yeux aussi grands que la race de *Zurich* (fig. 3).

L'essai pour la substance anti-Bar demandant une quantité considérable d'extrait et prenant 10 jours, j'ai essayé d'identifier la substance par chromatogramme sur papier. Afin de trouver la position de la substance sur le papier, 0,5 ml. d'un extrait partiellement purifié des mouches sauvages a été appliqué au papier et le chromatogramme développé selon le procédé décrit. Les différentes zones visibles en lumière ultra-violette

ont été marquées au crayon dans le chromatogramme séché. Le papier a été ensuite découpé en bandes parallèles suivant les limites marquées. Chaque bande était coupée en petits morceaux, mise dans un tube de verre et imbibée d'une suspension stérile de la levure dans l'eau. L'essai a été pratiqué comme avant avec des larves *ClB* de *Genève* âgées de 26 à 36 heures. Si la substance active était révélée par le chromatogramme les larves nourries avec la bonne fraction de celui-ci devaient donner des mouches à grands yeux. Le tableau II donne les résultats obtenus avec des chromatogrammes développés par deux solvants différents. Même si la quantité de l'extrait à chromatographier est grande, la séparation

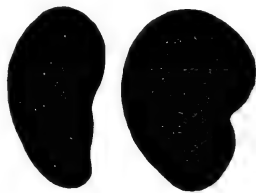


FIG. 3.

L'œil *ClB*/+ de *Genève*.
La larve était nourrie
avec l'extrait de *Genève*
(à gauche) et l'extrait
de *Zurich* (à droite).
Même grossissement.

des bandes fluorescentes est très nette. La substance anti-Bar, au contraire semble être répartie parmi plusieurs taches. Les mêmes bandes sont chargées d'une substance toxique, tuant une grande proportion des larves et ralentissant le développement des autres. L'action léthale est pourtant mieux localisée que l'action anti-Bar et il doit s'agir de deux substances différentes ayant un comportement chromatographique pareil. Les bandes actives montrent une légère fluorescence bleue et la réaction de Pauly révèle une couleur orange diffuse. La bande toxique donne une coloration orange plus sombre. Ce sera la tâche de recherches futures de trouver si la réaction chimique et l'action anti-Bar proviennent de la même substance.

TABLEAU II.

Chromatographie sur papier d'un extrait de mouches sauvages. Les Rf sont donnés pour les centres des bandes fluorescentes ou colorées. Les majuscules identifient les bandes correspondantes dans les deux solvants.

Solvant	Rf	Fluorescence	Couleur révélée par réaction Pauly	Action léthale	Action anti- Bar
Isopropanol ammoniaque	0,12	bleu pâle	—	—	—
	0,24	bleu violet A	—	—	—
	0,30	jaunâtre B	fluorescence jaune C	—	—
	0,37	bleu vert D	rouge E	—	—
	0,51	bleu pâle	—	—	—
	0,59	bleu pâle	—	+++	+
	0,69	—	orange F	+	++
	0,78	bleu pâle	—	+	+
	0,83	—	orange foncé	—	—
Butanol acide acét. eau	0,00	—	—	—	+
	0,08	bleu pâle	rouge	+++	+
	0,14	bleu violet A	orange F	+	++
	0,20	—	fluorescence jaune C	—	—
	0,24	jaunâtre B	—	—	—
	0,29	bleu pâle	—	—	—
	0,38	—	rouge E	—	—
	0,40	bleu vert D	—	—	—
	0,64	bleu pâle	—	—	—

S'il y avait une différence entre les substances visibles ou fluorescentes dans les deux races, on devrait la mettre en évidence avec la méthode de HADORN et MITCHELL (1951). Une série de

chromatogrammes ont été préparés avec des mouches adultes et des larves prêtes à la pupaison. Dans les adultes, il n'y avait pas de différences dans les substances fluorescentes, mais la réaction de Pauly a révélé une tache orange avec Rf 0,06 (butanol-ac. acét.) ou 0,57 (isopropanol-ammon.) et une tache jaune fluorescente avec Rf 0,18 (0,30) plus fortes dans la race de *Zurich* que dans la race de *Genève*. En ce qui concerne les larves, la chromatographie a mis en évidence plusieurs taches différentes de celles que donnent les adultes. La seule différence entre les deux races était localisée à la tache orange à Rf 0,08 (0,57) qui était plus forte dans la race de *Zurich*.

IV. CONCLUSIONS.

Même si les données génétiques ne nous permettent pas de préciser les gènes modificateurs de *Bar*, nos expériences nous permettent de tirer certaines conclusions sur la nature de ces modificateurs. Nous supposons l'existence d'un complexe de gènes polymères, situés dans les trois autosomes, qui ensemble, produisent l'effet d'agrandir le nombre de facettes dans la mutation *Bar* de *Drosophila*. Nous avons pu montrer qu'ils agissent par l'intermédiaire d'une substance qui est transmise par le cytoplasme des œufs, de manière semblable à la substance a^+ dans *Ephesia* (CASPARI 1936). Son action est bien évidente dans les yeux des hétérozygotes $B/+$, mais plus obscure dans les yeux des homozygotes. Comme les hétérozygotes de *Bar* réagissent plus fortement à l'action de la substance anti-*Bar* (CHEVAIS) nous pouvons conclure que la concentration de la substance dans les œufs est trop faible pour influencer les homozygotes considérablement, mais suffisante pour provoquer des différences bien visibles chez les hétérozygotes.

Nous n'avons pas de preuve directe que la substance produite par les modificateurs est identique avec la substance anti-*Bar* de CHEVAIS. La similitude de l'effet est pourtant suggestive et la méthode de détection de cette substance sur le chromatogramme sur papier nous permettra de trancher cette question. En tout cas, l'absence de l'action anti-*Bar* dans les extraits de mouches de *Genève* et sa présence dans les mouches de *Zurich* indiquent l'identité de deux principes.

La substance, dont la production est réglée par les gènes modificateurs et qui est indépendante du gène *Bar*, ne peut pas être identique à une substance B^+ , considérée dans l'hypothèse de CHEVAIS (1943). Les faits s'accordent mieux avec l'idée de MARGOLIS (1935), supposant une substance destructrice des facettes. Nous pouvons modifier cette idée en supposant qu'il s'agit de deux réactions utilisant A (la substance anti-*Bar*) comme précurseur pour donner la substance B^+ , dont la quantité détermine le nombre d'ommatidies, et une substance C. Si la vitesse de transformation de $A \longrightarrow B^+$ est réduite ou la vitesse $A \longrightarrow C$ accélérée, une déficience de la substance B^+ en résulte. Le gène *Bar* serait la cause du changement d'une des deux vitesses de réaction. Une augmentation de la concentration du substrat peut rétablir la production d'une quantité suffisante de B^+ . On peut construire d'autres hypothèses aussi valables, se basant par exemple sur le principe d'inhibition compétitive.

Cette étude a révélé le fait remarquable que les modificateurs de *Bar* existaient dans une population sauvage, celle de *Zurich* (bien que nos observations étaient faites sur la souche *ClB*, la souche sauvage était pareille). Des tests préliminaires ont montré qu'ils existent aussi dans les mouches de Berlin et dans les mouches sauvages récoltées à Genève. Comme les modificateurs n'ont d'effet visible qu'en présence de *Bar*, ils doivent avoir une fonction autre que le redressage du nombre de facettes dans la population sauvage. Leur action sur *Bar* est alors seulement un effet secondaire. Tel doit être le cas avec beaucoup de prétendus modificateurs: ce sont des gènes à fonction inconnue, qui manifestent leur présence seulement en présence d'un système test, tel qu'une mutation particulière. Il serait intéressant de voir si le modificateur ou son absence donnent aux mouches sauvages un avantage donnant prise à la sélection (selective advantage de DOBZHANSKY).

V. RÉSUMÉ.

Les yeux *Bar* de la race de *Zurich* ont un nombre d'ommatidies plus grand que ceux de *Genève*. Cette différence est conditionnée par trois gènes (ou groupée de linkage ?) modificateurs polymères, situés dans les autosomes. Les croisements réciproques montrent

un effet maternel de la race de *Zurich*. Il s'agit d'une substance anti-Bar transmise par le cytoplasme de l'œuf. L'essai des extraits des mouches de *Zurich* et de *Genève* démontre la présence d'une telle substance dans les premiers et non dans les seconds. Il est possible de séparer la substance anti-Bar par chromatographie sur papier, où elle se comporte en outre comme une substance toxique. Sa position sur papier coïncide avec la coloration orange révélée par la réaction de Pauly. Les chromatogrammes de mouches et de larves n'ont pas démontré de différences visibles nettes entre les deux races.

BIBLIOGRAPHIE

- BRIDGES, C. G. 1936. *The Bar « gene » a duplication*. Science. 83: 210.
- BUTENANDT, A., KARLSON, P. et HANNES, G. 1946. *Über den « Anti-Bar-Stoff », einen genabhängigen, morphogenetischen Wirkstoff bei Drosophila melanogaster*. Biol. Zbl. 65: 41.
- CASPARI, E. 1936. *Zur Analyse der Matroklinie der Vererbung in der a-Serie der Augenfarbenmutationen bei der Mehlmotte Ephestia kühniella* Z. Z. Ind. Abst.-Vererb. 71: 546.
- CHEVAIS, S. 1943. *Déterminisme de la taille de l'œil chez le mutant Bar de la Drosophile. Intervention d'une substance diffusible spécifique*. Bull. Biol. France-Belgique. 77: 1.
- GUYÉNOT, E. 1913. *Etudes biologiques sur une mouche, Drosophila ampelophila* Low. C. R. Soc. Biol. 74: 97.
- HADORN, E. et MITCHELL, H. K. 1951. *Properties of mutants of Drosophila melanogaster and changes during development as revealed by paper chromatography*. Proc. Nat. Acad. Sci. 37: 650.
- KHOUVINE, Y., CHEVAIS, S. et GREGOIRE, J. 1943. *Action morphogénétique de dérivés de l'imidazol sur le mutant Bar de Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci. 217: 161.
- MARGOLIS, O. S. 1935. *Studies on the Bar series of Drosophila. I. The effect of the gene vestigial on facet number in Bar*.
- ZALOKAR, M. 1953. *Maternal effect in the inheritance of a modifier of the Bar mutant in Drosophila melanogaster*. Genetics. 38: 704
-



	Pages
N° 11. Robert MATTHEY. Les chromosomes de <i>Galago senegalensis</i> Geoffroy (<i>Prosimii</i> — <i>Lorisidae</i> — <i>Galaginae</i>). Avec 8 figures dans le texte	190
N° 12. A. MOSZKOWSKA. L'Antagonisme épiphysohypophysaire	198
N° 13. K. PONSE, E. CHAROLLAIS, R. DOVAZ, P. JEANNERET, O. LIBERT, D. WEIHS. Virilisation de Cobayes femelles par l'antuitrine S et dosage des métabolites urinaires des androgènes et des lutéoides. Avec une planche double	214
N° 14. Adolphe PORTMANN. La Métamorphose « abritée » de <i>Fusus</i> (<i>Gast. Prosobranches</i>). Avec 11 figures dans le texte.	236
N° 15. Oscar E. SCHOTTÉ and John L. CHAMBERLAIN. Effects of ACTH upon Limb Regeneration in Normal and in Hypophysectomized <i>Triturus viridescens</i> . With 11 figures in the text	253
N° 16. C. TABAN. Variations du poids dans les traitements de longue durée à la chlorpromazine. Avec 3 figures dans le texte.	280
N° 17. W. TAILLARD. Le rôle de l'hérédité en pathologie vertébrale. Avec 8 figures dans le texte	289
N° 18. Luc THÉLIN. Un nouveau protiste du genre <i>Dermocystidium</i> , parasite de la perche. Avec 3 figures et 2 tableaux dans le texte	307
N° 19. Robert VEYRAT. Infarctus subaigus du tibia, chez un jeune chien. Avec 5 figures et 1 tableau.	319
N° 20. Marko ZALOKAR. Sur la nature d'un modificateur de Bar dans la Drosophile. Avec 2 tableaux et 3 figures dans le texte.	346

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK
appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches. Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE



590.5494

57

BULLETIN-ANNEXE
DE LA
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 62)

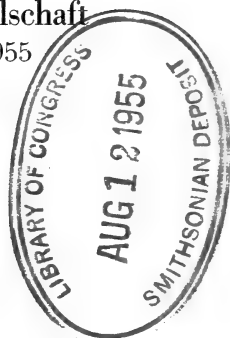
Juin 1955

Jahresversammlung
der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft
abgehalten in Bern, den 12. und 13. März 1955

unter dem Vorsitz von
Prof. Dr. F. E. Lehmann

GESCHÄFTSSITZUNG

Samstag, den 12. März 1955, 12 Uhr
im Zoologischen Institut der Universität Bern



Der Präsident begrüsst die Anwesenden und heisst sie in Bern herzlich willkommen.

1. **BERICHT DES PRÄSIDENTEN FÜR DAS JAHR 1954**

Mitglieder:

Am 12. September 1954 haben wir unser Ehrenmitglied Dr. P. REVILLIOD, Direktor des Naturhistorischen Museums Genf, durch den Tod verloren. Herr REVILLIOD hat unserer Gesellschaft während mehr als 25 Jahren als Direktor und Redaktor der *Revue Suisse de Zoologie* unschätzbare Dienste geleistet. In selbstloser Weise stellte er seine Kräfte und seine Zeit zur Verfügung und erreichte damit, dass die Zeitschrift mit relativ bescheidenen finanziellen Mitteln in stattlichen Bänden einen guten Teil der zoologischen Publikationen der Schweiz hat aufnehmen können. Dafür ist ihm unsere Gesellschaft zu bleibendem Dank verpflichtet. Wir alle werden dem bescheidenen, liebenswürdigen und stets hilfsbereiten Kollegen ein gutes Andenken bewahren (s. Nekrologe in Verh. S.N.G. 1954. S. 349 und R.S.Z. 1955, S. 3).

AUG 2 1955

Am 24. Januar 1955 starb unser getreues Mitglied Dr. Ch. LINDER in Lausanne im Alter von 76 Jahren. LINDER, der zunächst Lehrer in St. Imier, dann in Lausanne (Ecole supérieure de jeunes filles) war, befasste sich mit limnologischen Fragen, nachdem er schon mit einer Arbeit über die Limnologie des Lac de Bret doktortiert hatte. Er war Mitglied der hydrobiologischen Kommission der S.N.G.

Mit Bedauern haben wir Kenntnis genommen vom Austritt folgender Mitglieder: Ernst Aepli (Zürich), Jacques Aubert (Neuchâtel), Maurice Blanc (Neuchâtel), Walter Müller (MuttENZ). Ein weiteres Mitglied das seit Jahren seine Beiträge nicht bezahlt hat, wird als ausgeschieden betrachtet. Da heute 4 neue Mitglieder aufgenommen wurden, beträgt die Mitgliederzahl 220.

Wissenschaftliche Tätigkeit:

Über die Frühjahrsversammlung, die in Neuchâtel am 13. und 14. März stattfand, wird in Heft 3 der *Revue Suisse de Zoologie* Band 61, 1954 berichtet und über die Herbstversammlung der SZG in Altdorf, anlässlich der 133. Tagung der SNG liegen in den Verhandlungen der SNG 1954 die genaueren Angaben vor.

Revue Suisse de Zoologie:

Die *Revue Suisse de Zoologie* hat im Jahre 1954 den 61. Band mit 33 Arbeiten auf 677 Seiten und ein Supplementheft von 210 Seiten publiziert. Die *Revue* erhielt auch dieses Jahr einen Bundesbeitrag von Fr. 3.500.—. Infolge ihres vielseitigen Inhaltes erfreut sie sich eines guten Ansehens im Ausland. Eine weitere Zunahme der Abonnentenzahl wäre ihr auch im Interesse der publizierten Arbeiten zu wünschen.

Subventionen der Gesellschaft:

Die Gesellschaft richtete einen ausserordentlichen Beitrag von Fr. 2.500.— zu Gunsten des Neubaus der Vogelwarte Sempach aus. Ferner einen ordentlichen Beitrag von Fr. 200.— an die gleiche Institution. Die *Revue Suisse* erhielt von unserer Gesellschaft wie üblich Fr. 600.—.

Biologische Station Roscoff und Zoologische Station Neapel:

Der Arbeitsplatz in Roscoff wurde von folgenden Herren benützt: Dr. H. STAIGER vom 4.2.-9.10.1954 (Chromosomendi-

morphismus und seine Bedeutung bei der Schnecke *Purpura* sowie cytogenetische Untersuchungen an der marinen Assel *Jaera*); Dr. P. WENK, Basel vom 27.6.-10.7.1954 (Untersuchungen über Heparin bei marinen Muscheln); 5 Schweizer Studierende (Teilnahme an von der Sorbonne organisierten Kursen); Dr. GUÉNIN, Lausanne mit 10 Studierenden vom 12.-15.4.1954 (Mariner Kurs).

In Neapel haben gearbeitet: Prof. F. BALTZER, Bern vom 1.3.—13.3. und vom 23.6.—8.9.1954 (Weiterführung von Untersuchungen an Seeigelbastarden); Dr. R. WEBER, Bern vom 2.4.—9.6.1954 (Zellphysiologische Untersuchungen an Seeigeleiern); Prof. A. ERNST und Frau Prof. M. ERNST-SCHWARZENBACH, Zürich während 6 Wochen im April und Mai 1954 (Untersuchungen an marinen Algen); Dr. P. BOPP, Bern vom 1.7.—27.8.1954 (Untersuchung des Verhaltens von Meerfischen und Assistenz bei Prof. BALTZER).

Vogelwarte Sempach:

Die Vogelwarte Sempach wurde im März 1954 in eine Stiftung umgewandelt. Im Neubau sind die Büros im Februar 1955 bezogen worden. Die Vogelwarte bereitete die 16 Exkursionen des Internat. Ornithologen-Kongresses vor und stellte die Leiter für die Nationalparkexkursion. Die wissenschaftliche Tätigkeit, die auch vom Nationalfonds unterstützt wurde, erstreckte sich auf ökologische und faunistische Untersuchungen im Oberengadin und im Nationalpark.

Forschungsstation an der Elfenbeinküste:

Dr. U. RAHM hat seine Untersuchungen über Hydrologie und Fauna an der Lagune fortgesetzt, deren Salzgehalt je nach der Jahreszeit sehr stark schwankt. Ferner hat die Station einen Führer publiziert, der von Dr. RAHM geschrieben als Wegleitung für die Forscher dient, die sich an die Elfenbeinküste begeben. Dr. E. BINDER von Genf hielt sich während 2½ Monaten an der Station auf um Land- und Wassermollusken zu sammeln. Am 1. Februar 1955 wurde der Verwalter der Station, Dr. RAHM abgelöst durch Herrn Dr. Hj. HUGGEL, der mit Hilfe des Nationalfonds zoophysiologische Untersuchungen auszuführen beabsichtigt. Nachdem der Nationalfonds im Jahre 1954 einen erheb-

lichen Überbrückungsbeitrag geleistet hat, erhält die Station von 1955 an einen jährlichen Bundesbeitrag an die Betriebskosten.

Internationale Kongresse:

Vom 29. Mai—5. Juni 1954 fand der 11. *internationale Ornithologenkongress* in Basel statt, der durch unseren Kollegen PORTMANN in seiner Eigenschaft als Generalsekretär des Kongresses in vorzüglicher Weise organisiert wurde. Der Vorstand unserer Gesellschaft war offiziell an diesem Kongress vertreten, der eine erfreuliche Brücke zwischen Amateurornithologen und zünftigen Wissenschaftlern schlug. Er möchte auch an dieser Stelle Herrn PORTMANN den besten Dank für seine erfolgreichen Bemühungen aussprechen. Am 8. internationalen Kongress für Zellbiologie in Leiden vom 1.—8. September 1954 nahmen verschiedene Mitglieder unserer Gesellschaft teil: E. HADORN, Zürich sprach zusammenfassend über Biochemie der Genwirkung und präsiidierte die entsprechende Sektion; F. E. LEHMANN, Bern referierte über physiologische und strukturelle Aspekte der Zellteilung und ihre chemische Empfindlichkeit und leitete die entsprechende Sektion.

Förderung der zoologischen Forschung in der Schweiz durch den Nationalfonds:

Die Aktivierung der wissenschaftlichen Tätigkeit in der Schweiz, die seit der Gründung des Nationalfonds am 1. August 1952 einsetzte, macht sich auch auf dem Gebiet der Zoologie in erfreulicher Weise geltend. Folgende Mitglieder unserer Gesellschaft erhielten Beiträge im Jahre 1954: D. BURCKHARDT (Populationsdynamik der Grossäuger der Nationalparks); J. GALLERA (Entwicklungsphysiologische Untersuchungen); H. GASCHEN (Rassen von *Culex*); Madame HOFSTETTER-NARBEL, Lausanne (Cytologie von Psychiden); W. HUBER, Bern (Erforschung der peritrophischen Membran); H. KUTTER, Flawil (Ameisenfauna der Schweiz); F. E. LEHMANN, Bern (Entwicklungsphysiologie der Regeneration); M. LÜSCHER, Bern (Kastendetermination bei Termiten); H. MISLIN, Basel (Kreislaufphysiologie von Trepentieren).

Diese knappe Übersicht zeigt erfreulicherweise, dass sehr verschiedenartige Forschungsrichtungen in sehr verschiedenen Gegenden des Landes gefördert werden konnten. Es bleibt für die Zukunft zu wünschen, dass insbesondere für die Erfassung

der heimatlichen Fauna, sei es durch systematische, sei es durch ökologische Untersuchungen, ein grösserer Nachwuchs unter dem amtierenden Lehrern unseres Landes gewonnen werden könne. Auch auf dem Gebiete der Hydrobiologie wäre ein breiter Mitarbeiterkreis sehr erwünscht. Unsere Gesellschaft möchte auch an dieser Stelle ihre Dankbarkeit bekunden dafür, dass die schweizerische Zoologie jetzt in so grosszügiger Weise gefördert werden kann.

2. RAPPORT DU TRÉSORIER

Bilan au 31 décembre 1954

<i>Actif</i>			<i>Passif</i>
Caisse	1,35	Pour balance	3.223,87
Chèques postaux . . .	373,42		
Livrets de dépôts . . .	2.849,10		
	<hr/>		<hr/>
	3.223,87		3.223,87
	<hr/>		<hr/>

Compte de profits et pertes en 1954

Recettes

Cotisations	1.715.—
Subside fédéral	3.500.—
Remboursement titres	5.000.—
Intérêts	71,10
	<hr/>
	10.286,10
	<hr/>

Dépenses

Balance actif transitoire 1953	14.—
Subside fédéral à <i>Revue suisse de Zoologie</i>	3.500.—
Subside S.S.Z. à <i>Revue suisse de Zoologie</i>	600.—
Subside ordinaire S.S.Z. à Vogelwarte Sempach	200.—
Subside extraordinaire S.S.Z. à Vogelwarte Sempach	2.500.—
Frais généraux et tirage à part <i>Revue suisse de Zoologie</i>	1.086,70
Solde pour balance	2.385,40
	<hr/>
	10.286,10
	<hr/>

Evolution de la fortune

Etat au 31 déc. 1953	5.838,47
Etat au 31 déc. 1954	3.223,87
	<hr/>
Diminution au 31 déc. 1954	2.614,60
	<hr/>

Le trésorier: H. A. GUÉNIN

Proposition de budget pour 1955

Recettes

Cotisations	1.650,—
Intérêts	50.—
	<hr/>
	1.700,—

Dépenses

Subside S.S.Z. à <i>Revue suisse de Zoologie</i>	600.—
Subside S.S.Z. à Vogelwarte Sempach	200.—
Tirage à part du fascicule « séance » de la Revue	600.—
Frais généraux	300.—
	<hr/>
	1.700.—
	<hr/>

Le budget proposé a été établi en admettant le maintien de la cotisation annuelle à Fr. 14.— pour les membres ordinaires, à Fr. 7.— pour les membres affiliés à la S.H.S.N. et pour les Jeunes Zoologistes.

3. RAPPORT DES VÉRIFICATEURS DES COMPTES

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1954. Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et invitent l'Assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour la gestion.

Les vérificateurs:

J. AUBERT
R. BOVEY

Lausanne, le 5 janvier 1955.

4. BUDGET. — MITGLIEDERBEITRÄGE

Der Kassier schlägt vor, zu Ausbalancierung unserer Budgets die Jahresbeiträge bei Fr. 14.— und Fr. 7.— zu belassen. Die Gesellschaft gibt hierzu ihre Zustimmung.

5. AUFNAHME NEUER MITGLIEDER

Auf Empfehlung der Mitglieder werden nachgenannte 4 neue Mitglieder aufgenommen:

André AESCHLIMANN, cand. phil., Rheinländerstr. 14, Basel;
Frl. Carola KRAUSS, cand. phil., Zoologische Anstalt, Basel;
Frl. Margrit GIHR, cand. phil., Zoologische Anstalt, Basel; Frl.
Lilly SCHÖNHOLZER, cand. phil., Susenbergstr. 90, Zürich 7/44.

6. WAHL DES JAHRESVORSTANDES 1955/56

Die Versammlung nimmt mit Akklamation die Wahlen der Kollegen von Fribourg vor:

Präsident: Prof. Dr. J. KÄLIN.

Vice-Präsident: Dr. O. BÜCHLI.

Sekretär: cand. phil. E. RICKENMANN.

7. WAHL DER RECHNUNGSREVISOREN

Die bisherigen Revisoren, die Herren J. AUBERT und R. BOVEY werden in ihrem Amt bestätigt.

8. INTERNATIONALE BEZIEHUNGEN

Der Präsident setzt sich für eine Intensivierung der internationalen Beziehungen ein. Die Herren Prof. DE BEAUMONT und BAER machen auf die unzulängliche Organisation der Union Internationale de Biologie aufmerksam. Diese wurde letztes Jahr reorganisiert, doch lässt sich noch nicht absehen, inwiefern sich die Reorganisation bewähren wird. Auf Antrag des Präsidenten beschliesst die Versammlung, dass der Zentralpräsident der S.N.G., Herr Prof. DE BEAUMONT gebeten werden soll, sich von der S.N.G. aus für eine straffere Ordnung der Beziehungen der S.N.G. zu den natio-

nalen Comites für die internationalen Organisationen insbesondere für Biologie einzusetzen.

Herr Prof. KÄLIN macht darauf aufmerksam, dass die Schweiz. Nationale Unescokommission eine Reduktion des Beitrags der Schweiz an die Unesco von 200.000 auf 120.000 Fr. erwirken konnte, und dass versucht werden soll, beim Bund zu erreichen, dass der eingesparte Betrag für wissenschaftliche Zwecke, speziell für die Organisation von Symposien zur Verfügung gestellt wird. Herr Prof. KÄLIN ist bereit, Anregungen betreffend die Organisation von Symposien entgegenzunehmen.

9. PUBLIKATION DER AN DER TAGUNG DER S. N. G. GEHALTENEN REFERATE

Auf Anregung des Redaktors, Herrn Dr. E. DOTRENS, beschliesst die Versammlung, dass im Hinblick auf eine Entlastung der Frühjahrsversammlung der Versuch gemacht werden soll, die an der Tagung der S.N.G. gehaltenen Referate in die im Laufe des Winters erscheinenden Hefte der Revue Suisse de Zoologie aufzunehmen.

10. VARIA

Von der E.T.H. liegt eine Einladung zur Teilnahme an ihrem Stiftungsfest zum 100 jährigen Bestehen vor. Auf Antrag von Herrn Prof. KÄLIN bezeichnet die Versammlung den amtierenden Präsidenten, Herrn Prof. LEHMANN als Delegierten der Schweiz. Zoolog. Gesellschaft.

WISSENSCHAFTLICHE SITZUNGEN

1. Sitzung am Samstag, den 12. März, 10.15 Uhr

im Hörsaal des Zoologischen Instituts, Sahlistr. 8, Bern

W. SAUTER, Zürich: Zur Morphologie und Systematik der schweizerischen *Solenobia*-arten.

E. BRUNOLD, Zürich: Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von *Solenobia triquetrella* während des Puppenstadiums.

- O. PUCHTA UND J. SEILER, Zürich: Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen.
- H. NÜESCH, Basel: Das thorakale Nervenmuskelsystem von *Telea polyphemus* (Lep.).
- M. REIFF, Basel: Nachweis des fermentativen Abbaus der DDT-Wirksubstanzen mit Fliegenextrakten im Papierchromatogramm.
- E. FLÜCKIGER, Basel: Der O_2 -Verbrauch von Ratten bei der Anpassung an O_2 -Mangel.

2. Sitzung ab 14.30 im Zoologischen Institut

- M. HOFSTETTER-NARBEL, Lausanne: La Pseudogamie chez *Luffia lapidella* Goeze (Lépid. Psychide).
- W. FIEDLER, Zürich: Über einige Fälle von Markierungsverhalten bei Säugetieren.
- E. INHELDER, Zürich: Über das Spielen mit Gegenständen bei Huftieren.
- F. UND E. SAUER, Freiburg i. Br.: Zur Frage der nächtlichen Zugorientierung bei Grasmücken.
- R. WEBER, Bern UND E. J. BOELL, New Haven: Veränderungen im Cytochromoxydasegehalt der Mitochondrien während der Embryonalentwicklung des Krallenfrosches (*Xenopus laevis* Daud.).
- TH. LENDER, Strasbourg: Mise en évidence et propriétés de l'organisine de la régénération des yeux chez la Planaire *Polycelis nigra*.
- S. RANZI, Milano: Comportement des différentes fractions protéiques pendant le développement de *Rana esculenta*.
- P. TSCHUMI, Cambridge: Versuche über die Entwicklungsweise der Hinterbeinknospen bei *Xenopus* und die Bedeutung der Epidermis.
- P. TARDENT, Neapel: Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von *Tubularia*.
- Hauptvortrag mit anschliessender Diskussion:
- P. D. NIEUWKOOP, Utrecht: Die neurale Induktion bei Amphibien.

3. Sitzung, Sonntag, den 13. März, 8.15 Uhr
im Naturhistorischen Museum, Bernastrasse 15

- P. BOPP, Basel: Kolonialterritorien bei Murmeltieren.
- R. MATTHEY, Lausanne: Deux contributions de la Cytologie à la Systématique des *Microtinae*.
- C. BARIGOZZI UND A. DI PASQUALE, Milano: Lokalisierte polygenetische Systeme, die die Manifestierung von Pseudomelanomen bei *D. melanogaster* bestimmen.
- F. BALTZER, BERN UND M. BERNHARD, Neapel: Weitere Beobachtungen über Vererbungsrichtung und Letalität beim Seeigelbastard *Paracentrotus* ♀ x *Arbacia* ♂.
- P. S. CHEN UND E. HADORN, Zürich: Zur Stoffphysiologie der Mutante letal-meander (Lme) von *Drosophila melanogaster*.
- G. BENZ, Zürich: Die Funktion verschiedener Sinnesorgane bei Larven von *Drosophila melanogaster*.

Hauptvortrag mit anschliessender Diskussion:

- K. GÖSSWALD, Würzburg: Untersuchungen über die Kastenbildung bei Ameisen.
- J. KÄLIN, Freiburg: Zur Stammesgeschichte der *Crocodylia*.
- U. RAHM, Basel-Adiopodoumé: Beobachtungen an den Schuppentieren der Elfenbeinküste.
- D. BURCKHARDT, Sempach: Über Unterschiede in der Duenzahl von Meisennestlingen aus England und aus der Schweiz.
- W. NEF, Bern: Beobachtungen über den Bezug des Nachtquartiers beim Staren (*Sturnus vulgaris* L.).
- W. GEIGER, Bern: Elektronenoptische Untersuchungen am Salmonidensperma.
- H. MORGENTHALER, Bern: Beobachtungen über die Eiablage von *Triton alpestris* in Gefangenschaft.

Am Sonntag Nachmittag waren die Teilnehmer eingeladen zu einem Besuch im Tierpark Dählhölzli und zu einer Besichtigung der Bienenausstellung im Naturhistorischen Museum.

Etwa 80 Mitglieder und Gäste nahmen am Samstag am Nachtessen in der Inneren Enge teil. Der Präsident begrüßte die auswärtigen Gäste und die Vertreter der Behörden, durch die die Tagung in grosszügiger Weise unterstützt wurde. Nach dem Nachtessen zeigte Herr Dr. FIEDLER einen gemeinsam mit Dr. INHELDER und Frl. SCHÖNHOLZER aufgenommen Film über das Trinken, das Markierungsverhalten und das Spiel bei Säugetieren. Zum Schluss führte Herr Dr. RAHM farbige Lichtbilder der von ihm in Adiopodoumé in Gefangenschaft gehaltenen afrikanischen Säugetiere vor.

Am gemeinsamen Mittagessen vom Sonntag im Tierparkrestaurant Dählhölzli dankte der neue Jahrespräsident, Herr Prof. KÄLIN, dem abtretenden Jahresvorstand und lud die anwesenden Mitglieder zur im nächsten Jahr in Fribourg stattfindenden Versammlung ein.

Der Jahresvorstand:

F. E. LEHMANN

Präsident

S. ROSIN

Vice-Präsident

M. LÜSCHER

Sekretär

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

mars 1955

Président d'honneur:

BALTZER, F., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.

A. Membre à vie:

*NAEF, R.-M., Blümli matt, Thun.

B. Membres ordinaires:

AELLEN, Villy, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

¹⁾ *AESCHLIMANN, A., cand. phil., Rheinländerst. 14, Basel.

ALTHERR, E., Dr., prof. au Collège, Aigle (Vaud).

*AMMANN, Hans, Dr. Quellenstr. 16, Rheinfelden.

¹⁾ *ANDERS, Georges, cand. phil., Turnerstr. 39, Zürich 6.

ANDRES, Gert, Dr., Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen (Deutschland).

AUBERT, J., Dr., Musée zoologique, Lausanne.

*AUBERT, S., Prof., 2 rue d'Entremont, Yverdon.

*BADER, C., Assistent, Naturhistorisches Museum, Basel.

BAER, J. G., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.

BARGETZI, J. P., assistant, Institut de Zoologie, Neuchâtel.

BÄSCHLIN, C., Dr., Seminarlehrer, Aarau.

BAUMANN, F., Prof. Dr., Parkstrasse, Thun.

*BAUMANN, J. A., Prof. Dr., Ecole de Médecine, Genève.

BAUMEISTER, L., Dr., St. Gallerring 87, Basel.

BEAUMONT (DE), J., Prof. Dr., Musée zoologique, Lausanne.

*BENZ, G., Fröhlichstr. 4, Aarau.

*BERNASCONI, Antonio, Dr., Goldbrunnenstr., 81, Zürich 3/55.

BIEBER, Alb., Dr., Schwengirain, Langenbruck (Baselland).

*BINDER, E., Dr., Genève, Muséum d'Histoire naturelle.

*BISCHLER, V., Mlle., Dr., 5 quai du Mont-Blanc, Genève.

BLOCH, J., Prof. Dr., Burgunderstr. 4, Solothurn.

BLOCH-WEIL, S., Frau, Dr., Steinenring 19, Basel.

BLOME, A., Elsässerstr. 44, Basel.

BLUNTSCHLI, H., Prof. Dr., Aebistr. 9, Bern.

*BÖNI-GEIGER, A., Dr., Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.

BOPP, Peter, Dr. phil., Glaserbergstr. 82, Basel.

- *BÖSIGER-ENSNER, E., Dr., In den Klosterreben 7, Basel.
BOVEY, P., Prof. Dr., Entomolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
BOVEY, René, Dr., 18 Montagibert, Lausanne.
BRETSCHER, Alfred, Dr. phil., Sekundarlehrer, Sonnegg, Huttwil (Bern).
*BRITSCHGI, H., Heinrich Wirrstr. 6, Aarau.
*BRUHIN, Herbert, Dr. phil., Gotthelfstr. 5, Basel.
*BRUNOLD, E., Frl., Dr. phil., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.
1) *BUCHER Nelly, Frl., cand. phil., Letzistr. 46, Zürich 6.
BÜCHI, Othmar, Dr., Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, 60 Vignettaz, Fribourg.
*BURCKHARDT, Dietrich, Dr. phil., Im Dreiangel, Sempach.
*BURGDORFER, Willy, Dr. phil., Marignanostr. 94, Basel.
*BURLA, Hans, Dr. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.
CHAPPUIS, P.-A., Dr., Lab. de zoologie, Faculté des Sciences, Toulouse, Haute-Garonne, France.
*CHEN, Pei-Shen, P. D. Dr. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.
*CULLEN-SAGER, Esther, Frau, Dr. phil., Dept. of Zoology and comp. Anatomy, University, Oxford, England.
CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, avenue de la Gare, Fribourg.
*CURRY, H. A., Dr., 620 Sheridan Blvd., Orlando, Fla., U.S.A.
1) *DEBRUNNER, H., cand. phil., Untererzellung, 5, Lyss.
*DELLA SANTA, Ed., professeur au Collège, Versoix, Genève.
*DETTELBAACH, H. R., Dr., Northtroy St. 4724, Chicago 25, Ill., U.S.A.
DOHRN, R., Prof. Dr., Stazione zoologica, Via nazionale, Napoli, Italia.
DOTTRENS, E., Dr., Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*DOVAZ, Renée, 99 Florissant, Genève.
DU BOIS, A.-M., Mlle., Dr., Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
DUBOIS, G., Dr., 33 avenue du 1^{er} Mars, Neuchâtel.
1) *ENGELMANN, F., cand. phil., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.
1) *ERNST, Eberhard, Socinstr. 57, Basel.
ESCHER, K., Prof. Dr., Hinterbergstr. 68, Zürich 44.
*EYMANN, Hermann, Riedweg 2, Bern.
FAES, H., Dr., anc. directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
FANKHAUSER, G., Dr., Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
FAVRE, J., Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
FERRIÈRE, Ch., Dr., 57 route de Florissant, Genève.
*FIEDLER, Walter, Dr., assistant, Zoolog. Garten, Zürich.
*FISCHBERG, Michael, Dr., Dept. of Zoology, Oxford, England.
*FLORIN, J., Dr., Wiesentalstr. 6, St. Gallen.
*FLÜCKIGER, Edward, Dr., Physiolog. Anstalt, Universität, Basel.
FORCART, L., Dr., Custos, Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.
*FREYVOGEL, Dieter, Dr., Lange Gasse, 11, Basel.
*FRITZ, Walter, Dr., Grenzacherweg 128, Riehen (Basel).
FRITZ-NIGGLI, Hedi, Frau, P. D. Dr. phil., Bellararain 2, Zürich 38.

FURRER, Martin, Gymnasiallehrer, Waldenburg, (Bl).

¹⁾ *GACOND, René, stud. phil., 53 Valangines, Neuchâtel.

GALLÉRA, J., Dr., Institut d'Anatomie, Université, Genève.

*GANDER, Ralf, Dr. phil., Wudstrasse, Heerbrugg (St. Gallen).

GASCHEN, H., Dr., Institut de Bactériologie, Policlinique, Lausanne.

*GEIGER, Wolfgang, Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.

GEIGY, R., Prof. Dr., Riehenstr. 394, Basel.

GERBER, A., Dr., Zur Gempfenfluh 64, Basel.

¹⁾ *GIHR, Margrit, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.

*GISI, Julie, Frl., Dr., Burgunderstr. 40, Basel.

GISIN, Hermann, Dr., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

*GLOOR, H., Prof. Dr., Genetisch Instituut, Leyden (Nederl.).

*GÖHRINGER, Rudolf, Dr. phil., St. Jakobstr. 101, Basel.

*GRABER, Hans, Dr., Schwarzenbachweg 22, Zürich 49.

¹⁾ *GROBE, Dorrit, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.

GUÉNIN, H.-A., Dr., chargé de cours, Institut de Zool., Université, Lausanne.

GÜNTERT, H., Dr., Herrengasse, Schwyz.

GUYÉNOT, E., Prof. Dr., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.

HADORN, E., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.

*HAEFELFINGER, H. R., Zoolog. Institut, Universität, Basel.

¹⁾ *HALFF, L. A., Frl., cand. phil., St. Albananlage 37, Basel.

¹⁾ *HALLER (DE), G., lic. ès sc., 60a route de Frontenex, Genève.

HALLER, P. H., Dr. phil., Gundeldingerstr. 91, Basel.

HÄMMERLI-BOVERI, Victoire, Frau, Dr., Ottostr. 20, Chur.

HANDSCHIN, Ed., Prof. Dr., Missionsstr. 9, Basel.

HEDIGER, H., Prof. Dr., Ackermannstr. 14, Zürich.

*HENZEN, W., Gymnasiallehrer, Spitalackerstr. 9, Bern.

HERBIG-SANDREUTER, A., Frau, Dr., School of tropical medicine, University of Puerto Rico, San Juan, Puerto Rico, U.S.A.

¹⁾ *HERZOG, Peter, stud. phil., Dornhägliweg 5, Arlesheim.

*HODLER, Felix, Dr., Sek.-Lehrer, Grossholzweg 14, Gümligen (Bern).

HOFFMANN, Lukas, Dr. phil., Tour du Valat, par Le Sambuc, B.d.Rh., France.

HOFMÄNNER, Barthol., Dr., Kanzlererstrasse, Frauenfeld.

HOFSTETTER-NARBEL, Marguerite, Frau, Dr., route de Berne 31, Lausanne.

*HUBER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Holeletten 20, Basel.

¹⁾ *HUBER, Marianne, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.

HUBER, W., Dr., Naturhistorisches Museum, Bern.

HUGGEL, Hansjörg, Dr., Centre suisse de Recherches scientifiques en Côte d'Ivoire, boîte postale 1303, Abidjan (Adiopodoumé), Côte d'Ivoire, Afrique.

¹⁾ *INHOLDER, E., cand., phil., Krähbühlstr. 128, Zürich 7/44.

JENNI, Werner, Dr. phil., Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.

KAELIN, J., Prof. Dr., Institut de Zoologie, 24 Pérolles, Fribourg.

KEISER, Fred., Dr., Marschalkenstr. 78, Basel.

- *KIORTSIS, Vassilios, Dr., Institut de Zoologie, Université, Genève.
KNOPFLI, W., Dr., Stauffacherstr. 9, Zürich 4.
*KOCH, Joseph, Löbernstr. 17, Zug.
*KOCHER, Cl., Dr., Äuss. Baslerstr. 96, Riehen (Basel).
1) *KRAUSS, Carola, Frl., cand. phil., Zoolog. Anstalt, Basel.
*KREBSER, W., Buchhändler, Thun.
KÜENZI, W., Dr., Direktor, Naturhistorisches Museum, Bern.
*LANG, Ernst M., Dr. med. vet., Zoolog. Garten, Basel.
LEHMANN, F. E., Prof. Dr., Kuhnweg 10, Bern.
1) *LEMP, Margrit, Frl., St. Johannis-Ring 91, Basel.
*LIBERT, Odette, 124 route de Chêne, Genève.
*LINDENMANN, Walter, Dr. phil., Kastanienweg 8, Münchenstein (Basel-land).
LOTMAR, Ruth, Frl., Dr., Institut f. physikal. Therapie, Kantonsspital, Zürich 32.
LÜSCHER, M., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.
MANDACH (VON), Erwin, Dr. med., Schützengraben 20, Schaffhausen.
MATHEY, R., Prof. Dr., Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
MENZEL, R., Dr., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.
MERMOD, G., Dr., Av. Soret 22, Genève.
MEYER, Frieda, Frl., Dr., Weinigerstr. 27, Dietikon (Zürich).
MEYER-HOLZAPFEL, M., Frau, Prof. Dr., Dalmaziquai 149, Bern.
MICHEL, F., Dr., Göttibach 3, Thun.
MISLIN, Hans, Prof. Dr., Zoolog. Institut, Universität, Mainz (Deutschland).
MONTET, Gabrielle, Mlle., Dr., Le Verger, Saint-Légier sur Vevey.
MORGENTHALER, Hans, Dr. phil., Haspelgasse 16, Bern.
MORGENTHALER, O., Prof. Dr., Talbrünnliweg 33, Bern-Liebefeld.
*MOSER, Hermann, Dr., Carnegie Institution of Washington, Dept. of Genetics, Cold Spring Harbor, Long Island, N.Y., U.S.A.
1) *MÜLLER, Heinrich, cand. phil., Redernweg 1, Biel.
MÜLLER, R., Dr., Wabernstr. 16, Bern.
NADIG, Ad., Dr., Lyceum, Zuoz.
1) *NEF, W., cand. phil., Fichtenweg 5, Bern.
NÜESCH, H., P. D. Dr. sc. nat., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
*PERRON, Rolf, Dr. phil., Tellstr. 60, Winterthur.
*PERROT, J.-L., Dr., Le Vereze, Allaman (Vaud).
PEYER, Bernh., Prof. Dr., Rosenbühlstr. 28, Zürich 44.
*PIQUET, J., Mlle., Dr., 25 boulevard Georges-Favon, Genève.
PLATTNER, W., Dr., Schneebergstr. 4, St. Gallen.
PONSE, Kitty, Mlle., Prof. Dr., Institut de Zoologie expér., 154 route de Malagnou, Genève.
PORTMANN, Ad., Prof. Dr., Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
*PRUVOT-FOL, Mme., Dr., 12 rue de Fontenay, Sceaux, Seine, France.
QUARTIER, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
*RAHM, Urs, Dr. phil., Schweiz. Tropeninstitut, Socinstr. 57, Basel.

REICHENSBERGER, Aug., Prof. Dr., Löwenburgstr., 24, Bad Godesberg a/Rh. Deutschland.

REIFF, M., Dr., Unterer Schellenberg 55, Riehen (Basel).

REINHARDT, H., Dr., Rossbergstr. 30, Zürich 2.

*REY, A., Dr., 2 place Bourg-de-Four, Genève.

*RICKENBACHER, J., Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich 6.

¹⁾ *RICKENMANN, Engelbert, assistant, Institut de Zoologie, Fribourg.

ROSIN, S., Prof. Dr., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.

ROTH, Hermann, Dr., Haldenweg 36, Muri (Bern).

*RÖTHELI, Adolf, Dr., Solothurnstr., Büren a. Aare.

¹⁾ *SAUTER, Willi, cand. rer. nat., Zool. Institut E.T.H., Zürich 6.

SCHAEPLI, Th., Dr., Mühlebachstr. 41, Zürich 7.

SCHAUB, S., Dr., Breisacherstr. 35, Basel.

*SCHENK, R., P. D. Dr. med., Anatom. Institut, Universität, Zürich 6.

SCHIFFERLI, A., Dr. phil., Vogelwarte, Sempach.

SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstr. 78, Zürich 32.

*SCHLEGEL-OPRECHT, Eva, Frau, Dr. phil., Gloristr. 70, Zürich 44.

SCHLOETH, Robert, Dr., Hölzlistr. 17, Binningen (Baselland).

SCHMASSMANN, W., Dr., Kant. Wasserwirtsch. Exp., Langhagweg 7, Liestal.

*SCHMID, H., Dr. med., rue du Stand, Bienne.

*SCHMID, W., Dr. phil., Kantonsschule, Aarau.

*SCHMIDT-EHRENBURG, L., Frl., Dr., Susenbergstr. 93, Zürich 44.

SCHNEIDER, Fritz, Dr. sc. nat., Eidg. Versuchsanstalt, Wädenswil.

¹⁾ *SCHÖNHOLZER, Lilly, Frl., cand. phil., Susenbergstr. 90, Zürich 7/44.

SCHÖNMANN, W., Dr., Kloosweg 64, Biel.

SCHOPFER, W. H., Prof. Dr., Jubiläumsstr. 57, Bern.

SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof. Dr., Zoolog. Institut E.T.H., Zürich 6.

*SOBELS, F. H., Dr. phil., Genetisch Instituut der Rijks-Universiteit, Stationstr. 9, Utrecht, Holland.

*STAIGER, Hansrudolf, Dr. phil., Augsterweg 17, Basel.

*STAUFFER, Erwin, Dr., In den Klosterreben 48, Basel.

STEINER-BALTZER, A., Dr., Gymnasiallehrer, Rabbentalstr. 51, Bern.

STEINER, G., Dr., Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington, D.C., U.S.A.

STEINER, H., Prof. Dr., Heilighüsli 10, Zürich 53.

*STEMMLER-MORATH, Carl, Weiherhofstr. 132, Basel.

¹⁾ *STOHLER, Harro, cand. phil., Margarethenstr. 63, Binningen (Baselland).

STOHLER, R., Dr., 1584 Milvia St., Berkeley, Calif., U.S.A.

*STOLL, Eva, Frl., Dr., Weinplatz 3, Zürich 1.

STRAUSS, F., Dr. med., Stadtbachstr. 46, Bern.

STUDER, Marcel, 49, Croix-Blanche, Les Verrières.

SUTTER, Ernst, Dr., Naturhist. Museum, Augustinergasse, Basel.

- *TABAN, Charles, 7 Pont-de-Ville, Chêne-Bougeries, Genève.
*TAILLARD, Willy, médecin, Dr. ès sc., 8 route de Malagnou, Genève.
*TARDENT, P., Dr., Stazione zoologica, Napoli (Italia).
1) *THÉLIN, Luc, 82 chemin des Fours, Cologny, Genève.
*TOBLER, Albert, Dr., Bungertweg, Küsnacht (Zürich).
TÖNDURY, G., Prof. Dr., Höhestr. 69, Zollikon (Zürich).
*TSCHUMI, Pierre, Dr., Dept. of Anatomy, University, Cambridge (England).
VALLETTE, M., Mlle., Dr., 2 rue du Cloître, Genève.
1) *VOLKART, H. D., cand. phil., Gryphenhübeliweg 41, Bern.
VONWILLER, P., Dr., Salmenweg, Rheinau (Zürich).
*WACKERNAGEL, Hans, Dr., Sonnenweg 2, Basel.
WAGNER, G., Dr., Gymnasiallehrer, Wabernstr. 24, Bern.
1) *WAGNER-JEVSEENKO, Olga, Frau, cand. phil., Bättwilerstr. 3, Basel.
*WALDER, Paul, Dr., Sek.-Lehrer, Richterswil (Zürich).
WEBER, Rudolf, Dr. phil., Zoolog. Institut, Sahlistr. 8, Bern.
1) *WEIDMANN, Ulrich, 18, Apsley Road, Oxford (England).
WELTI, E., Mme., Dr., chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
WERDER, O., Dr., Kirchliweg 8, St. Gallen 10.
WETTSTEIN, E., Prof. Dr., Freiestr. 139, Zürich 32.
1) *WIESINGER, Dorothee, Frl., cand. phil., Rigistr. 56, Basel.
WIESMANN, R., Dr., Wilhelm Denzstr. 52, Binningen (Baselland).
WILDHABER, M.-A., Dr. pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*WIRZ, Käthi, Frl., Dr., Labor. Arago, Banyuls s/Mer, Pyr. orient., France.
1) *WIZINGER, Hans, stud. phil., Birsigstr. 137, Basel.
*WOKER, Hanspeter, Dr., Hochstr. 39, Zürich 44.
*WUTHRICH, M., Mlle., assistante à l'Inspectorat de la Chasse et de la Pêche, Neuchâtel.
ZEHNTNER, L., Dr., Reigoldswil (Baselland).
ZESIGER, Fred, Bois Noir, 3, La Chaux-de-Fonds.
ZINKERNAGEL, R., Dr., Sieglinweg 12, Riehen (Basel).
*ZWICKY, Karl, Dr., Zoolog. Institut, Universität, Zürich 6.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

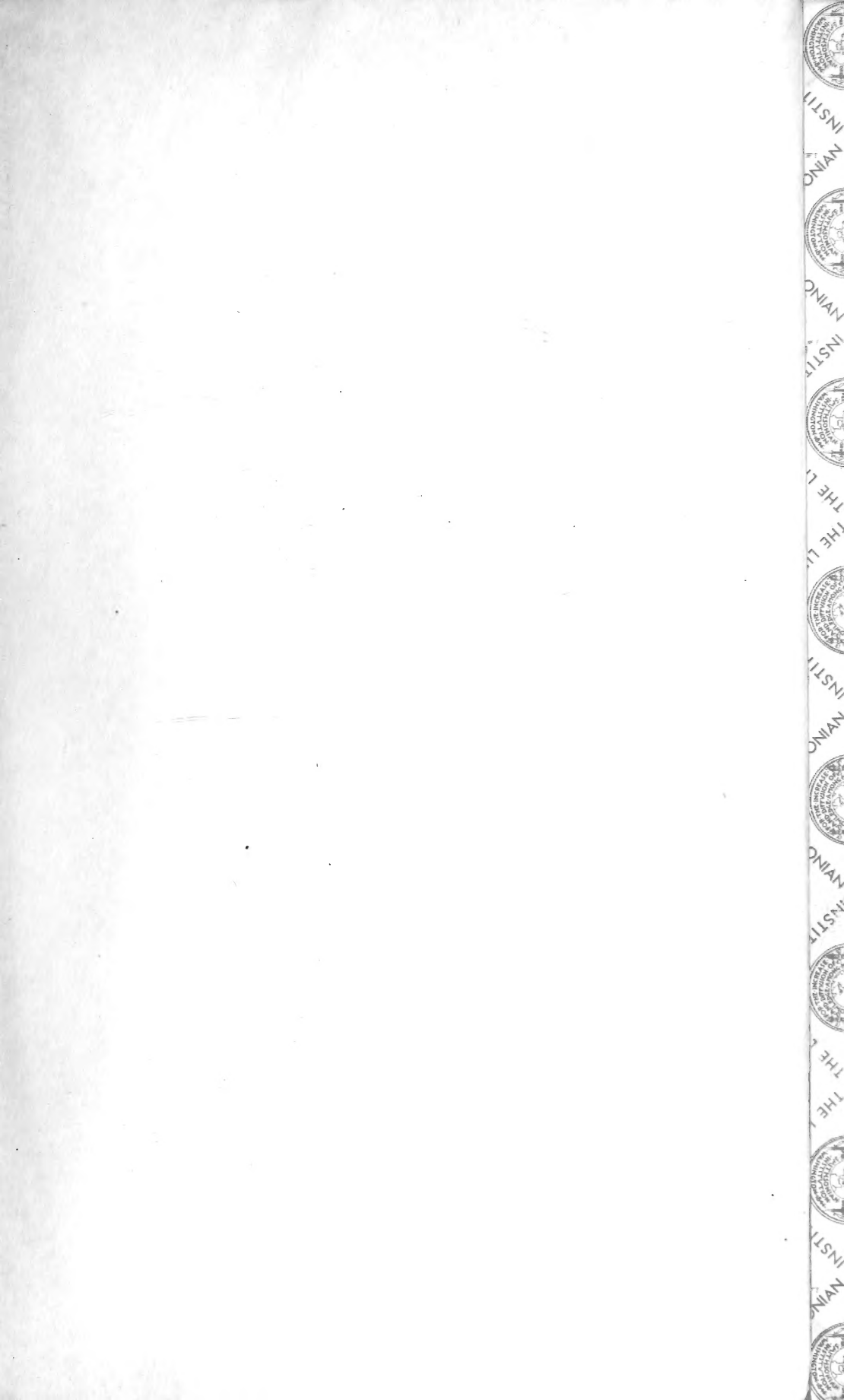
Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

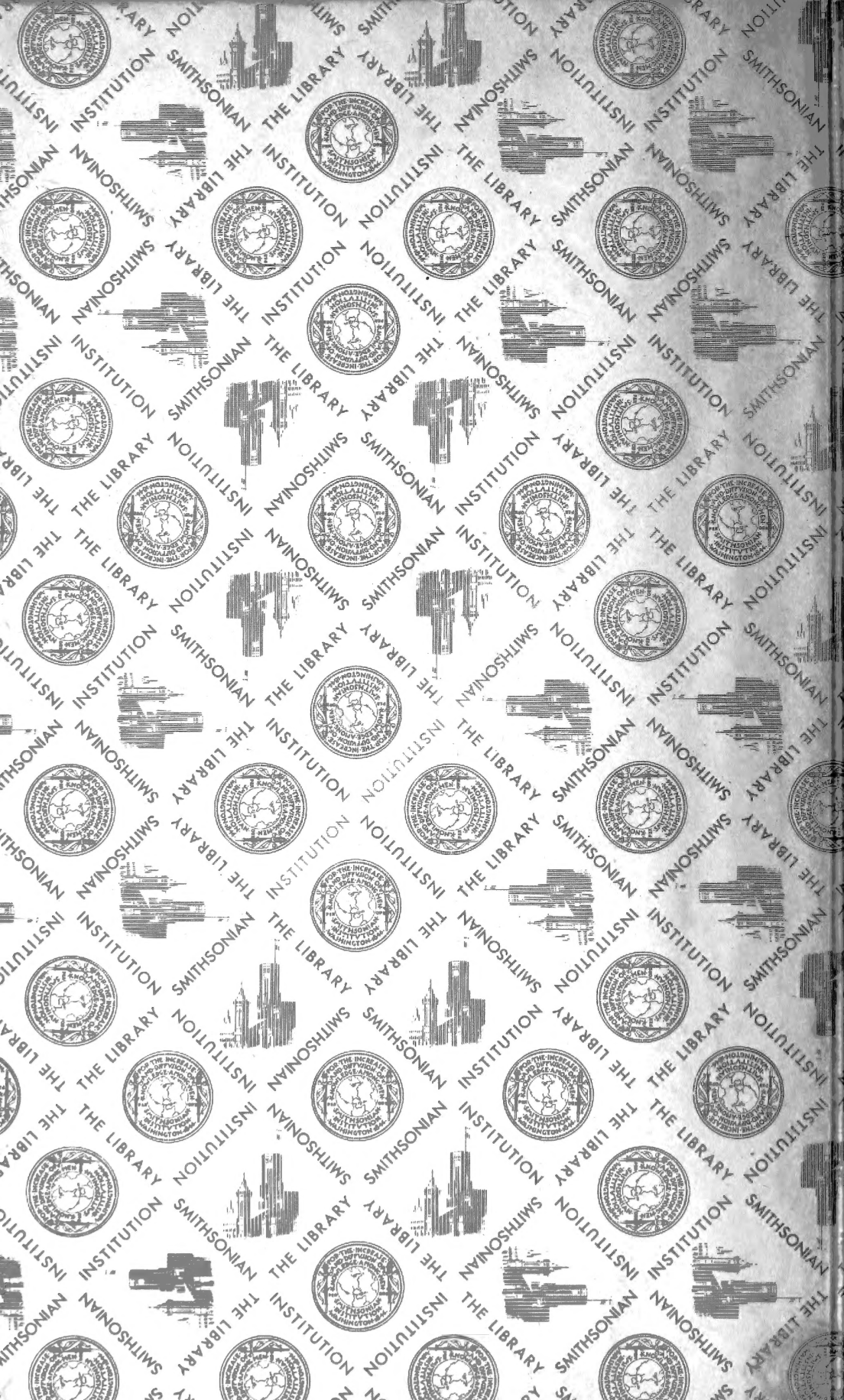
Prière de communiquer les changements d'adresse au trésorier, M. le D^r H.-A. GUËNIN, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.













SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1258